



**HAL**  
open science

# Pédogénèse et structures spatiale et fonctionnelle des communautés végétales dans les éboulis froids alpins

Simon Meynier

► **To cite this version:**

Simon Meynier. Pédogénèse et structures spatiale et fonctionnelle des communautés végétales dans les éboulis froids alpins. Milieux et Changements globaux. Université Grenoble Alpes [2020-..], 2023. Français. NNT : 2023GRALS004 . tel-04145219

**HAL Id: tel-04145219**

**<https://theses.hal.science/tel-04145219>**

Submitted on 29 Jun 2023

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## THÈSE

Pour obtenir le grade de

### DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

École doctorale : ISCE - Ingénierie pour la Santé la Cognition et l'Environnement  
Spécialité : MBS - Modèles, méthodes et algorithmes en biologie, santé et environnement  
Unité de recherche : LESSEM - Laboratoire EcoSystèmes et Sociétés En Montagne

## **Pédogénèse et structures spatiale et fonctionnelle des communautés végétales dans les éboulis froids alpins.**

## **Pedogenesis and spatial and functional structure of plant communities in alpine cold scree slopes**

Présentée par : **Simon Meynier**

Direction de thèse :

**Grégory LOUCOUGARAY**

Chargé de recherches, Inrae - Grenoble

Directeur de thèse

Rapporteurs :

**Jérôme POULENARD**

Professeur des universités, Université Savoie Mont-Blanc

**Cendrine MONY**

Professeur des universités, Université Rennes 1

Thèse soutenue publiquement le **10/02/23**, devant le jury composé de :

**Grégory LOUCOUGARAY**

Chargé de recherches, Inrae - Grenoble

Directeur de thèse

**Jérôme POULENARD**

Professeur des universités, Université Savoie Mont-Blanc

Rapporteur

**Cendrine MONY**

Professeur des universités, Université Rennes 1

Rapporteuse

**Blaise TOUZARD**

Professeur des universités, Université de Bordeaux

Examineur

**Philippe SCHOENEICH**

Professeur des universités, Université Grenoble Alpes

Examineur / Président  
du jury

**Titre :** Pédogénèse et structures spatiale et fonctionnelle des communautés végétales dans les éboulis froids alpins.

**Mots clés :** Eboulis froids, microrefuge, écologie, changement climatique, communautés végétales, formes d'humus, structure spatiale, traits fonctionnels

### **Résumé :**

Situés dans les étages montagnard et subalpin, les éboulis froids sont des formations poreuses régies par un système de ventilation interne provoquant un refroidissement intense et constant de leur zone inférieure. Cela provoque l'apparition d'îlots écologiques de petite taille – quelques centaines de m<sup>2</sup> à quelques hectares – qui se démarquent très nettement des écosystèmes environnants, avec la présence d'arbres nains, de sols à fortes accumulations de matière organique, et des communautés végétales où coexistent lichens terricoles, bryophytes et chaméphytes typiques des milieux boréo-arctiques. Ils jouent à ce titre un rôle de microrefuge pour les espèces adaptées aux conditions froides qu'ils procurent, amené à devenir d'autant plus important dans le contexte du changement climatique. Les objectifs de cette thèse sont (i) d'apporter des connaissances sur leur fonctionnement écologiques, et (ii) d'identifier les processus écologiques communs à différents éboulis froids dont les conditions environnementales sont contrastées.

Pour cela nous avons mobilisé trois approches focalisées sur les formes d'humus, la structure spatiale de la végétation à échelle fine, et les traits fonctionnels des espèces végétales les plus abondantes. Cette thèse montre qu'outre leurs compositions taxonomiques diversifiées, les éboulis froids présentent une forte variabilité dans les dynamiques pédologiques et la structure spatiale et fonctionnelle des communautés. Cette variabilité implique une grande hétérogénéité à trois différentes échelles : (i) très fine, de l'ordre de quelques dizaines de centimètres (ii) intermédiaire, sur l'ensemble de la zone refroidie, et (iii) globale, entre les sites situés dans différents massifs des Alpes du Nord. Cela met en lumière le fait que les éboulis froids abritent des espèces dont les stratégies d'adaptation au froid sont diversifiées au niveau local et régional, appuyant l'importance de leur rôle de microrefuge froid.

**Title:** Pedogenesis and spatial and functional structure of plant communities in alpine cold scree slopes

**Keywords:** Cold scree slopes, ecology, climate change, plant communities, humus forms, spatial structure, functional traits

**Abstract:**

Located in the montane and subalpine ranges, cold scree slopes are porous formations governed by an internal ventilation system causing an intense and constant cooling of their lower area. This causes the appearance of small ecological islands - a few hundred square meters to a few hectares - that stand out very clearly from the surrounding ecosystems, with the presence of dwarf trees, soils with high accumulations of organic matter, and plant communities where terricolous lichens, bryophytes and chamephytes typical of boreo-arctic environments coexist. As such, they play a role of microrefugia for species adapted to the cold conditions they provide, which will become even more important in the context of climate change. The objectives of this thesis are (i) to provide knowledge on their ecological functioning, and (ii) to identify the ecological processes common to different cold scree slopes with contrasting environmental conditions.

To do so, we mobilized three approaches focused on humus forms, the spatial structure of the vegetation at a fine scale, and the functional traits of the most abundant plant species. This thesis shows that in addition to their diverse taxonomic compositions, cold screes show a great variability in soil dynamics and spatial and functional community structures. This variability implies a strong heterogeneity at three different scales: (i) very fine, of the order of a few tens of centimeters, (ii) intermediate, over the entire cooled zone, and (iii) global, between sites located in different massifs of the Northern Alps. This indicates that cold scree slopes host species with diverse cold adaptation strategies at the local and regional level, supporting the importance of their role as a cold micro-refuge.

## Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Jean-Jacques et Greg qui ont été des encadrants que, je crois, beaucoup de thésards auraient rêvé d'avoir ne serait-ce que pour leur sympathie et leur bienveillance uniques. Jean-Jacques, merci de m'avoir fait découvrir ce monde si particulier de la recherche à côté nos discussions toujours passionnantes, qu'elles relèvent de la philosophie, de la politique, ou de l'analyse des échantillons de formes d'humus. Greg, un immense merci pour ton investissement sans faille et ta disponibilité malgré mes périodes de doutes, les innombrables relevés ensemble, tes conseils toujours avisés, ta gentillesse et tant d'autres choses qui m'ont aidé à aller au bout, parce que si je rends mon manuscrit aujourd'hui c'est en grande partie grâce à toi et ton soutien indéfectible, et j'espère que tu en as conscience.

Je remercie Jérôme Poulenard, Cendrine Mony, Blaise Touzard et Philippe Schoeneich pour le temps précieux qu'ils auront consacré à la lecture de cette thèse et son évaluation, j'en suis très honoré.

Merci également à tous les partenaires qui ont participé au financement de cette thèse : le Parc National de la Vanoise et en particulier Vincent Augé, ainsi que le Conseil Général de l'Isère. Un mot également pour le groupe travail sur les éboulis froids et nos riches moments passés à discuter de ces fameux îlots écologiques : Stéphanie Huc et Pauline Debay du CBNA, Carole Desplanque de l'ONF, Eric Hustache, Camille Le Bihan et bien sûr Philippe Schoeneich que j'ai la joie de côtoyer à l'IUGA.

Je remercie évidemment toutes celles et ceux qui ont participé de près ou de loin à ce travail : Rachel, Gilles, Nathan, Sébastien, Lauric, Delphine, Sophie, Marion pour votre aide précieuse, et plus globalement tous les collègues de l'Inrae et de l'IUGA, stagiaires, thésards et chercheurs que j'ai eu la joie de rencontrer et qui se reconnaîtront. Un petit mot supplémentaire pour Patrick et Isabelle dont les discussions lors des gros moments de doutes ont participé à me convaincre d'aller au bout, merci à vous !

Enfin un mot pour tous mes proches avec qui j'ai partagé tant de moments toutes ces années, en particulier Anna bien sûr, toi que j'ai eu la chance de rencontrer au milieu de tout ça et qui doit aujourd'hui ressentir un grand soulagement, et tous les nombreux copains que je ne citerai pas pour ne pas faire de jaloux mais qui se reconnaîtront.

# Table des matières

<b>Introduction générale</b> .....	9
1. Les microrefuges, des îlots écologiques qui pourraient limiter l'impact du réchauffement climatique sur de nombreuses populations d'espèces adaptées au froid.....	10
2. Les éboulis froids : des microrefuges froids au cœur de l'étage montagnard.....	14
2.1. Fonctionnement thermique des éboulis froids.....	15
2.2. Principales caractéristiques des îlots écologiques des éboulis froids.....	19
3. Les éboulis froids comme modèle d'étude : intérêts et enjeux dans le cadre du réchauffement climatique.....	25
3.1. Les éboulis froids : des îlots d'écosystèmes vraiment assimilables à ceux des hautes altitudes/latitudes ? .....	26
3.2. Quelle variabilité entre les éboulis froids ? .....	27
4. Approches développées dans la thèse. ....	29
4.1. Les formes d'humus : des indicateurs synthétiques du fonctionnement du sol... ..	32
4.2. La structure spatiale de la végétation, résultante des relations biotiques et des stratégies de colonisation. ....	34
4.3. L'approche par les traits fonctionnels des espèces végétales : une méthode pour analyser la réponse des communautés et leur effet sur le fonctionnement de l'écosystème face à un changement des conditions environnementales. ....	35
<b>Sites d'études et démarche expérimentale adoptée.</b> .....	39
1. Eboulis froids connus dans les Alpes françaises.....	40
2. Sites sélectionnés et relevés de température.....	40
3. Protocoles mis en œuvre.....	42

3.1.	Caractérisation des formes d’humus dans les éboulis froids .....	42
3.2.	Analyse de la végétation .....	44
<b>CHAPITRE 1 :</b>	<b>Humus forms pathways in low-elevation cold scree slopes: Tangel or Mor? .....</b>	<b>47</b>
	Abstract .....	48
1.	Introduction.....	49
2.	Method & material.....	53
2.1.	Study sites.....	53
2.2.	Sampling .....	54
2.3.	Field measurements .....	54
2.4.	Samples pretreatment and laboratory analysis .....	54
2.5.	Mid infrared spectroscopy (MIRS).....	55
2.6.	Statistical analysis.....	55
3.	Results & discussion .....	56
3.1.	Humus forms recorded.....	56
3.2.	Vegetation influence on humus forms and soil organic matter.....	60
3.3.	Humus forms pathways among cold scree slopes .....	61
4.	Conclusion .....	66
	Acknowledgments .....	67
	Appendix .....	68
	References .....	69
<b>CHAPITRE 2 :</b>	<b>Spatial patterns of cold scree communities reveal changes in spatial strategy of growth forms depending on their abundance.....</b>	<b>73</b>
1.	Introduction.....	74
2.	Methods .....	77

2.1.	Study Sites .....	78
2.2.	Field survey.....	78
2.3.	Data analysis.....	79
3.	Results .....	83
3.1.	Diversity, species and growth form abundances in cold scree communities .....	83
3.2.	Spatial patterns of growth forms .....	86
4.	Discussion .....	90
4.1.	Spatial variability of plant communities in cold scree slopes.....	90
4.2.	Common attributes of spatial patterns of growth forms among cold scree slopes and predominance of spatial aggregation in explaining fine scale spatial structure.....	92
	Conclusion .....	97
	References .....	98

<b>CHAPITRE 3 : Structure et réponse fonctionnelle des communautés végétales aux conditions environnementales des éboulis froids .....</b>	<b>108</b>
1. Introduction.....	109
2. Matériels et méthodes .....	114
2.1. Sites d'étude .....	114
2.2. Sélection des espèces étudiées .....	115
2.3. Mesure des traits fonctionnels.....	116
2.4. Analyses statistiques .....	117
3. Résultats .....	119
3.1. Relations entre les traits liés à l'acquisition de ressources en fonction des principales formes de vie des communautés végétales de la zone cœur des éboulis froids. ....	119



3.2. Variabilité intraspécifique des traits fonctionnels des espèces végétales généralistes présentes à la fois dans la zone cœur des éboulis et dans la forêt témoin adjacente.	120
4. Discussion .....	124
4.1. Une variabilité des stratégies d'acquisition des ressources au sein des éboulis froids qui dépend à la fois des formes de vie et des espèces. ....	124
4.2. Variation intraspécifique des traits d'espèces généralistes abondantes dans et en-dehors des îlots écologiques des éboulis froids .....	127
Annexes	133
Références	134
<b>Discussion générale</b> .....	<b>142</b>
1. Une variabilité des processus écologiques à différentes échelles dans les éboulis froids .....	143
2. Un chaînon manquant : le couplage spatial et fonctionnel entre le sol et les plantes dans les éboulis froids. ....	145
3. Implications pour le rôle de microrefuge des éboulis froids.....	148
<b>Bibliographie générale</b> .....	<b>151</b>

---

# Introduction générale

---

A l'heure de l'Anthropocène, la Terre est entrée dans une ère dominée par *Homo sapiens sapiens*, dont l'impact sur les écosystèmes à de multiples échelles provoque, déjà, la sixième extinction de masse de l'histoire de notre planète (Barnosky et al., 2011; Lewis and Maslin, 2015). La surexploitation des ressources, la fragmentation des habitats, l'introduction d'espèces exotiques envahissantes, la destruction d'habitats ou d'espèces et le changement climatique sont les principales raisons du déclin généralisé des espèces et de leurs populations (IPBES, 2019). Si le changement climatique n'est pas encore, aujourd'hui, responsable de la majorité de ce déclin, un réchauffement de l'ordre de 3 à 5°C au niveau mondial pourrait s'avérer catastrophique pour les écosystèmes naturels et les sociétés humaines d'ici la fin du siècle (Bellard et al., 2012; IPCC, 2021; Pecl et al., 2017). Les conséquences du réchauffement climatique sont d'ores et déjà observables, et, par exemple, les aires de distribution des plantes sont significativement remontées en altitude entre le milieu et la fin du XXe siècle en Europe de l'Ouest, en particulier les espèces des habitats de montagne (Lenoir et al., 2008), tandis que la toundra arctique connaît un « verdissement » spectaculaire du fait de la remontée en latitude des buissons ligneux en raison de l'augmentation des températures (Myers-Smith et al., 2011). A terme, de nombreuses populations des écosystèmes froids risquent de disparaître à cause de la réduction des aires bioclimatiques propices à leur développement (Dullinger et al., 2012), d'une capacité de dispersion insuffisante pour migrer vers les plus hautes altitudes ou latitudes (e.g. Freeman et al., 2018), et d'une capacité de compétition inférieure à celle des espèces provenant des milieux plus doux (Elmendorf et al., 2012b; Pearson et al., 2013).

## 1. Les microrefuges, des îlots écologiques qui pourraient limiter l'impact du réchauffement climatique sur de nombreuses populations d'espèces adaptées au froid.

Lors du dernier maximum glaciaire il y a environ 21 000 ans, la température était plus basse, en comparaison du 20<sup>e</sup> siècle, d'environ 6°C au niveau mondial et de 8 à 10°C en Europe (Tierney et al., 2020). Les forêts tempérées et boréales et la majorité des populations d'espèces s'y développant avaient migré vers de larges refuges dans les latitudes inférieures de l'hémisphère nord et de l'hémisphère sud, aux climats alors plus favorables (McGlone, 1985; Rull, 2009). Les études

palynologiques montrent que durant le réchauffement suivant la dernière glaciation ces populations ont repeuplé l'essentiel des espaces qu'elles occupaient lors de la précédente période interglaciaire (Huntley and Birks, 1983). Pourtant leur vitesse de recolonisation était incompatible avec les capacités de dispersion connues pour ces espèces, ce qui a conduit à l'émergence du « Reid's paradox », source de débats durant plusieurs décennies en biogéographie (e.g. Clark et al., 1998). Il est aujourd'hui admis qu'une grande partie des espèces n'a pas seulement recolonisé les régions des hautes et moyennes latitudes depuis un « front sud » remontant vers le nord à mesure que le climat leur (re)devenait favorable, mais aussi à partir de populations relictuelles ayant réussi à persister localement. Cela a été rendu possible par des « abris » localisés qui offraient un microclimat suffisamment doux et stable, par exemple des adrets très ensoleillés de basse altitude, pour leur permettre de subsister durant les glaciations (Rull, 2009). En biogéographie, ces « abris » illustrent le concept de microrefuge – parfois appelés cryptorefuges – en opposition aux macrorefuges constitués alors par de vastes régions des latitudes méridionales (Stewart et al., 2010). Bien que de nombreuses définitions ont été proposées, on peut considérer les microrefuges comme étant « *de petites surfaces dont les facteurs environnementaux locaux sont favorables, et dans lesquelles de petites populations peuvent survivre hors de leur principale aire de distribution, protégées des conditions environnementales régionales défavorables* » (Rull, 2009). L'une de leurs caractéristiques essentielles est donc que suite à un changement des conditions environnementales, ils constituent des habitats dans lesquels un certain nombre d'espèces peuvent se réfugier, persister, et à partir desquels potentiellement se disperser (Keppel et al., 2012). A l'instar des périodes glaciaires, un large panel de populations adaptées aux climats plus froids a migré, suite au réchauffement survenu à la fin du Pléistocène, dans les régions des hautes latitudes et altitudes, constituant des macrorefuges. Mais il subsiste également des populations relictuelles d'espèces localisées dans des microrefuges, dont les conditions abiotiques plus froides à échelle fine contrastent avec celles des milieux environnants, et leur permettent de persister hors des gammes de latitude ou d'altitude constituant leur aire de répartition habituelle (Hampe and Jump, 2011; Stewart et al., 2010). Les microrefuges soulèvent ainsi un intérêt croissant en biologie de la conservation puisqu'ils pourraient également accueillir à moyen et long terme des populations d'espèces autrement incapables de survivre dans de nombreuses régions en raison de la hausse des températures en lien avec le réchauffement climatique, et dont la capacité de dispersion limiterait leur migration vers les macrorefuges nordiques (Morelli et al., 2016; Suggitt et al., 2018; Tang et al., 2018).

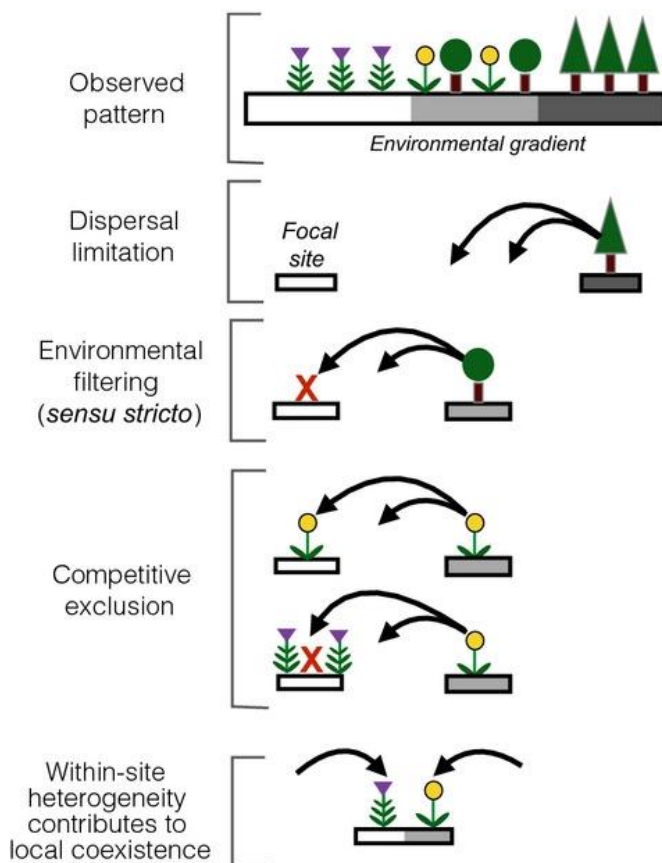
Les zones à relief marqué, dont la topographie et la géomorphologie complexes offrent une mosaïque de conditions abiotiques contrastées à échelle fine, favorisent la formation d'îlots d'écosystèmes de petite taille insérés dans des écosystèmes beaucoup plus grands, susceptibles de constituer des microrefuges (e.g. Keppel et al., 2015). A ce titre, les éboulis froids, les sommets isolés de massifs d'altitude modeste, les combes à neige, les dolines et autres « caves de glace » ou encore les topographies favorisant la formation de lacs d'air froid par inversion de température sont autant d'exemples d'îlots d'écosystèmes dans lesquelles de nombreuses espèces adaptées à des conditions plus froides peuvent trouver refuge (Bátori et al., 2020; Dobrowski, 2011; Gentili et al., 2015; Růžička et al., 2012). Puisqu'ils abritent à la fois des populations isolées adaptées aux conditions abiotiques particulières qu'ils procurent et des espèces plus généralistes issues des écosystèmes alentours, les microrefuges présentent généralement, en comparaison des milieux environnants, une plus grande diversité spécifique et des lignages relictuels de populations indépendantes génétiquement (Keppel et al., 2012; Růžička et al., 2012).

Cependant de nombreuses questions demeurent quant à leur rôle pour atténuer les effets néfastes du réchauffement climatique sur les espèces adaptées aux conditions plus froides et requièrent des efforts de recherche. Premièrement, les conditions abiotiques singulières qui permettent la formation de microrefuges répondront de multiples manières au réchauffement climatique à court, moyen, et long terme. Les microrefuges dont les conditions microclimatiques sont les moins couplées au climat régional sont les plus à même de subsister sur le long terme puisqu'ils supporteront plus facilement un microclimat plus froid relictuel (Dobrowski, 2011). Mais si une quantité potentiellement importante de microrefuges froids actuels sont voués à disparaître à long terme car dépendants du macroclimat, comme par exemple les combes à neige d'altitude modeste, ils pourraient tout de même jouer un rôle clé pour de nombreuses populations. Hannah et al. (2014) ont ainsi proposé de différencier les microrefuges en tant que tels, c'est-à-dire offrant des abris actuels ou futurs stables sur le long terme, les « *holdouts* », refuges temporaires voués à disparaître mais permettant à des populations de se réfugier pour un certain laps de temps, et les « *stepping stones* », séries de holdouts permettant de faciliter la dispersion des populations en réponse au réchauffement climatique. Identifier dès aujourd'hui les différentes entités biogéographiques qui permettront à terme de faciliter la réponse de nombreuses populations d'espèces face au réchauffement climatique,

qu'elles soient actuelles ou probables dans le futur, y compris temporairement, est donc un enjeu essentiel afin de mettre en œuvre des politiques de conservation adaptées (Morelli et al., 2016).

Un apport de connaissances sur leur fonctionnement écologique est également nécessaire pour permettre d'appréhender les rôles que pourraient jouer différents types de microrefuges, mais aussi la variabilité fonctionnelle de mêmes microrefuges offrant des conditions abiotiques similaires.

Tous ces refuges potentiels n'abritent effectivement pas les mêmes espèces, à la fois parce qu'ils



n'offrent pas tous les même conditions abiotiques, mais aussi parce que même à conditions abiotiques similaires, les relations biotiques, le pool d'espèces locales et des effets stochastiques déterminent celles susceptibles de s'y réfugier (Kraft et al., 2015; Nekola, 1999)(Figure 1). En biogéographie, les refuges, qu'ils soient micro ou macro, sont par ailleurs rarement considérés à l'échelle de la communauté, mais plutôt à l'échelle d'une espèce (e.g. Hannah et al., 2014; Stewart et al., 2010). Alors que les microrefuges froids peuvent être de natures variées (e.g. Gentili et al., 2015), il apparaît nécessaire d'évaluer si cette variabilité ne s'applique pas seulement à la taxonomie, mais aussi aux structures fonctionnelles des communautés qu'ils abritent pour en déduire les fonctions assurées par leur îlot écologique (e.g. Funk et al., 2017).

Figure 1: Le filtre abiotique constitué par les températures froides n'est pas suffisant pour expliquer l'assemblage des communautés. Les relations biotiques et l'hétérogénéité à échelle fine tiennent également un rôle majeur. (Kraft et al., 2015)

## 2. Les éboulis froids : des microrefuges froids au cœur de l'étage montagnard

Les éboulis froids sont des formations poreuses que l'on retrouve, dans les Alpes, de l'étage subalpin jusqu'au bas de l'étage montagnard (typiquement entre 1000 et 1800m d'altitude, e.g. Uxa et al., 2019), et constituent un exemple spectaculaire de microrefuge froid. Ils sont caractérisés par un système complexe de ventilation interne réversible, *l'effet cheminée*, dépendant des températures atmosphériques (Delaloye et al., 2003). En conséquence, la température du sol de la partie supérieure des éboulis froids est nettement plus douce en hiver, tandis que leur zone inférieure est constamment et fortement refroidie tout au long de l'année.

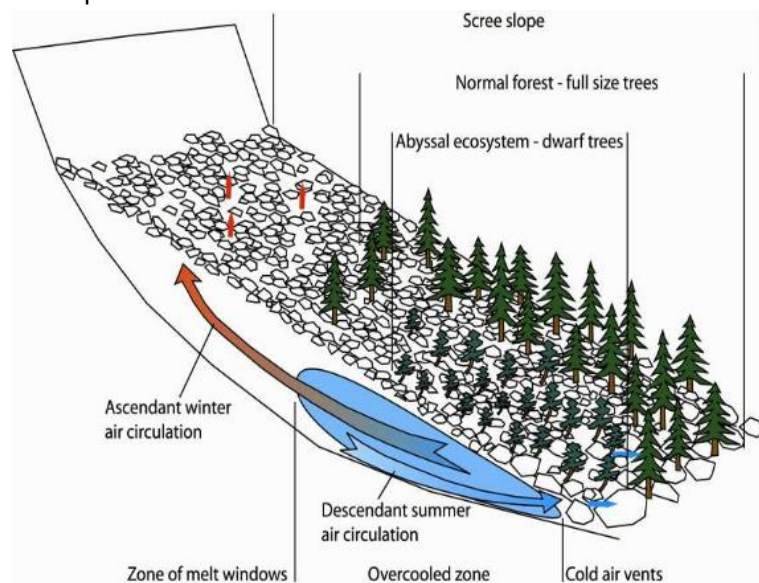


Figure 2 : Schéma synthétique représentant le fonctionnement du système de ventilation des éboulis froids (Schoeneich et al., 2017).

Le refroidissement par le système de ventilation est tel qu'il peut en résulter la formation de lentilles de glaces pérennes au cœur de l'éboulis, constituant les seules occurrences de permafrost sporadique aux étages montagnard et subalpin dans les Alpes avec les circulations d'air karstiques (Morard, 2011). Ce contexte abiotique très

particulier provoque l'apparition d'îlots écologiques inhabituellement bas en altitude et/ou latitude, dans les zones constamment refroidies par le système de ventilation. Ces îlots de petite taille – quelques dizaines de m<sup>2</sup> à quelques ha – se démarquent nettement des milieux environnants par la présence d'arbres nains, un cortège floristique boréo-arctique, ainsi que des sols à accumulation de matière organique pouvant atteindre des épaisseurs remarquables (Bertinelli et al., 1993; Cécillon et al., 2010; Gobat et al., 2010; Gude et al., 2003) (Figure 2). Ces entités géomorphologiques très particulières sont désormais identifiées dans de nombreux

massifs montagneux autour du monde : Alpes, Carpates, Japon, Corée, Chine, Alpes scandinaves, Montagnes rocheuses ou encore Gaspésie (cf. Celi et al., 2010; Gądek, 2012; Juliussen and Humlum, 2008; Kneisel et al., 2015; Lendemmer et al., 2009; Niu et al., 2016; Popescu et al., 2017; Růžička et al., 2015; Saint-Pierre, 2016; Sawada et al., 2003; Tanaka et al., 2006; Uxa et al., 2019).

### 2.1. Fonctionnement thermique des éboulis froids

Morard et al. (2008) ont pu définir les variations saisonnières et les types de régimes thermiques affectant les différents secteurs de l'éboulis gouvernés par « l'effet cheminée ». Quatre phases caractéristiques et communes à tous les éboulis froids se succèdent suivant le rythme des saisons (Figure 3).

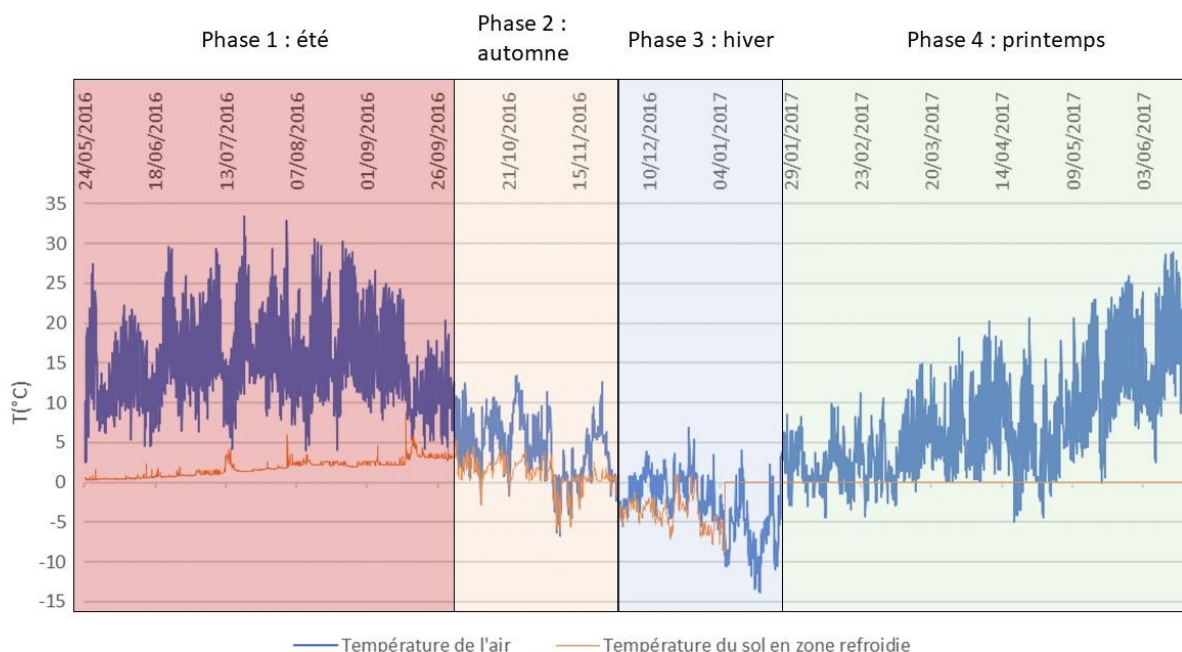


Figure 3: Régime thermique dans la zone froide de l'éboulis froid de Pellafol (Dévoluy, 38). La température de l'air a été mesurée à 2m du sol. La différence de température entre les deux capteurs est de l'ordre de 10 à 15°C en moyenne durant la phase estivale.

- Phase 1. En été, le système est régi par une circulation descendante : la décharge gravitaire d'air froid et dense permet à la température de surface du sol (TSS) de rester



anormalement fraîche dans la partie basse de l'accumulation sédimentaire. Plus la température atmosphérique est élevée, plus la TSS est basse. Dans le même temps, la partie haute de l'éboulis accumule de la chaleur, tandis que la TSS suit la température extérieure.

- Phase 2 : En automne et jusqu'au début de l'hiver, tant que l'enneigement est irrégulier ou superficiel, le système réagit directement en fonction de la température atmosphérique. Si celle-ci est froide, le système passe en phase hivernale (circulation ascendante), tandis qu'en période de douceur, le régime redevient temporairement estival (circulation descendante).
- Phase 3 : En hiver, lorsque le manteau neigeux est suffisamment épais, la circulation est ascendante. La chaleur emmagasinée durant l'été est expulsée par le haut de l'éboulis à travers des fenêtres de fonte (Figure 4), où la température ne passe que rarement et très temporairement sous 0°C. Plus la température externe est froide, plus la TSS est élevée dans les fenêtres de fonte. Parallèlement, le bas de l'éboulis aspire l'air froid extérieur, et la TSS suit les variations de la température atmosphérique avec une inertie de l'ordre de quelques jours à une semaine.



Figure 4: Fenêtres de fonte sur l'éboulis froid de La Plagne (Chartreuse, 38). Photo : P. Schoeneich.

- Phase 4 : A partir de la fin de l'hiver une nouvelle séquence a lieu dans la partie basse de l'éboulis : la TSS est remarquablement stable, très proche du point de congélation. Dans le haut de l'éboulis, la TSS suit exactement la température externe. Le mécanisme s'auto-alimente, puisque le manteau neigeux et la glace des parties basses sont bien mieux conservés du fait de la TSS proche du point de congélation : cette phase dont la longueur varie selon les années

peut ainsi jusqu'au début de l'été, avant de laisser de nouveau place à la phase 1.

Pour qu'un tel système de ventilation puisse se mettre en place au sein d'un éboulis, plusieurs caractéristiques géomorphologiques et climatiques nécessitent d'être réunies. Premièrement, l'intensité et la durée des périodes froides permettant de recharger le « réservoir de froid » interne, et le contraste avec les températures atmosphériques estivales, sont le moteur de cette circulation réversible, tandis que la durée et l'épaisseur de l'enneigement ou l'intensité de la chaleur atmosphérique estivale ne semblent avoir qu'une influence marginale si ce n'est inexistante sur la pérennité du système (Morard et al., 2010). Ce sont donc les températures hivernales trop douces qui font obstacle à la formation d'éboulis froids en deçà de l'étage montagnard dans les Alpes, tout comme le contraste saisonnier insuffisant empêche leur développement dans les massifs intertropicaux.

Deuxièmement, la pente et le volume constitués par les sédiments formant l'éboulis doivent être suffisants, de même que sa porosité, essentielle pour la perméabilité de sa structure interne aux circulations d'air. Si l'air semble généralement circuler de façon plus efficace avec des débris de l'ordre de 5 à 50cm de diamètre (Morard, 2011), la granulométrie des éboulis froids connus varie d'environ 3 cm (Dorthe et al., 2010) à plus de 3m (Gorbunov et al., 2004). Alors que la roche-mère n'a que peu

d'influence directe sur la probabilité de mise en place d'une telle circulation, ce sont avant tout les complexes processus d'agencement des débris, très difficiles à caractériser, qui façonneront les éventuels chenaux permettant à l'air de circuler (Morard, 2011). Par ailleurs, si la circulation d'air est possible, plus le volume d'air interne disponible est grand, plus le potentiel de ventilation est important, bien que le volume minimum nécessaire soit difficile à évaluer (Ruzicka, 1999). Dorthe et al. (2010) ont ainsi pu observer des signes de ventilation dans des tas de gravier de seulement 900 m<sup>3</sup>. Une pente de l'ordre de 25° au minimum serait également nécessaire pour qu'un éboulis soit refroidi efficacement par « effet cheminée » (Morard, 2011; Ruzicka, 1999). Enfin, la couverture isolante constituée par les sols à forte accumulation de matière organique et la strate muscinale fréquemment abondante semblerait favoriser l'entretien du système (Kneisel et al., 2015).

Les éboulis dont les attributs géomorphologiques rendent possible la mise en place, lorsque le climat l'y autorise, d'un système de ventilation à « effet cheminée » sont finalement rares. C'est la raison pour laquelle l'occurrence d'éboulis froids est si sporadique, puisqu'on n'en compte qu'une quarantaine dans les Alpes françaises selon l'inventaire du Conservatoire Botanique National Alpin (CBNA, communication personnelle), bien que ce chiffre soit probablement sous-évalué. Il est toutefois important de souligner que « l'effet cheminée » ne se limite pas aux éboulis froids d'un point de vue géomorphologique, puisqu'il est également à l'origine de certaines « caves de glace » dans les réseaux karstiques (Luetscher et al., 2008) où peuvent également se développer des îlots d'écosystèmes pouvant constituer des microrefuges (Nekola, 1999; Růžička et al., 2012).

## 2.2. Principales caractéristiques des îlots écologiques des éboulis froids



Figure 5: Eboulis froid de Combe obscure (Dévoluy, 26), caractérisé par la présence d'arbres nains (*Pinus uncinata* et *Picea abies*) surplombant des communautés végétales dominées ici par les chaméphytes.

Bien que désormais identifiés dans de nombreux massifs autour du monde, les études portant sur le fonctionnement écologique des éboulis froids demeurent particulièrement rares, et adoptent essentiellement une approche taxonomique et descriptive centrée sur une espèce ou un processus particulier (par exemple Růžička et al., 2012; Zacharda et al., 2005 ; mais voir Bertinelli et al., 1993; Wakui et al., 2017), ou abordent le sujet de manière très secondaire, parallèlement aux travaux bien plus nombreux sur leur système de refroidissement (e.g. Gude et al., 2003; Kneisel et al., 2015; Niu et al., 2016; Stiegler et al., 2014). Il est donc délicat d'apporter une analyse approfondie, en amont de ce travail, sur le fonctionnement écologique des éboulis froids de même que leurs éventuelles spécificités vis-à-vis des écosystèmes des plus hautes altitudes/latitudes ou d'autres microrefuges froids, tant la démarche est exploratoire et soulève, avant tout, de multiples questions.

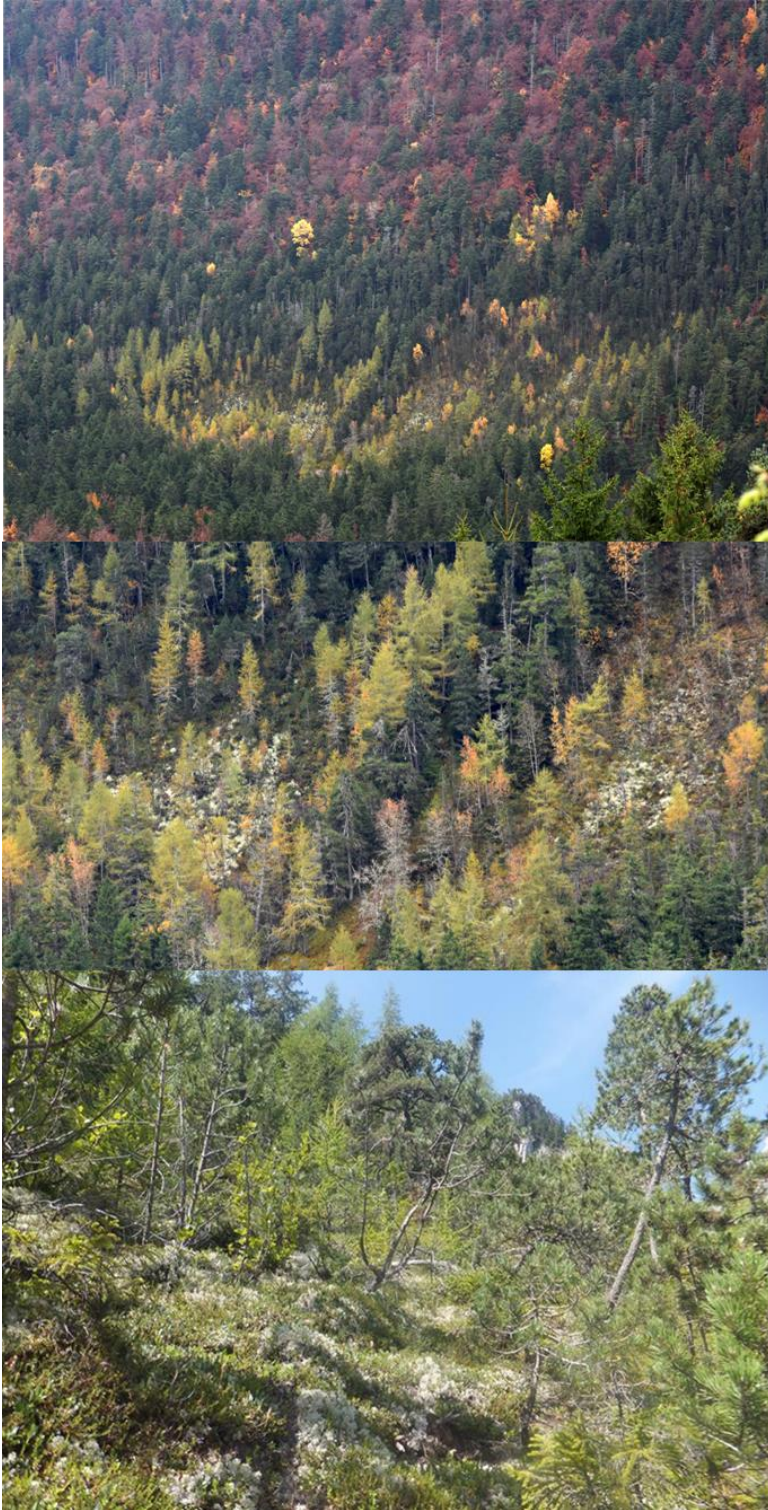


Figure 6 : Photographies de l'éboulis froid de Pellafol (Dévoluy, 38).

a (a) Vue du versant en automne permettant de visualiser l'îlot écologique représenté par la zone froide au cœur de la hêtraie sapinière.

(b) Zoom sur l'îlot écologique. Les taches blanches correspondent à des communautés dominées par les lichens terricoles.

b (c) Photographie prise au cœur de la zone froide en été : les arbres n'excèdent pas quelques mètres de hauteur (*Pinus uncinata*, *Betula pubescens*) et surplombent une mosaïque de végétation rase où coexistent bryophytes, chaméphytes, sous arbrisseaux ligneux et lichens terricoles.

c

Nous savons tout de même qu'outre les températures très basses durant la saison de végétation en raison du système de ventilation, l'habitat fourni par les éboulis froids est caractérisé par une humidité très importante du sol et de l'air à proximité immédiate des sorties d'air froid, notamment en raison de la condensation de l'air atmosphérique, fortement refroidi au contact de l'air expulsé par le système de ventilation de l'éboulis (Delaloye et al., 2003). Des espèces arborées isolées, essentiellement *Pinus uncinata* et *Picea abies*, parviennent à se développer dans la zone froide des éboulis, mais les températures très froides en période de végétation les contraignent au nanisme (voir Körner and Hoch, 2006) (Figures 5 et 6). Ces individus isolés, de 2 à 4m de hauteur maximale, ont une croissance extrêmement ralentie et peuvent dépasser l'âge de 100 ans (Schoeneich et al., 2017). La densité très faible de ces arbres de petite taille permet à une grande quantité de lumière d'atteindre les strates inférieures de la végétation en comparaison des forêts environnantes. Ces conditions abiotiques très singulières contrastent fortement avec celles régnant dans les milieux voisins des éboulis froids, typiquement dominés par la hêtraie-sapinière de l'étage montagnard (Figure 6).

En conséquence, dans les Alpes, l'îlot écologique des éboulis froids est occupé par différentes communautés végétales boréo-arctiques de faible envergure, majoritairement représentées par des bryophytes largement répandues dans les hautes latitudes (*Hylocomium splendens*, *Rythidiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*), des lichens terricoles typiques de la toundra et de la forêt boréale (*Cladonia spp.*, *Cetraria islandica*), des chaméphytes de la famille des éricacées (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idea*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Rhododendron ferrugineum*), ou encore les sous-arbrisseaux ligneux *Dryas octopetala*, *Salix retusa* et *Salix reticulata* (e.g. Asta et al., 2001; Bertinelli et al., 1993; Cassagne et al., 2008; Cécillon, 2009; Gude et al., 2003). Bien que cela n'ait jamais été étudié dans les éboulis froids à notre connaissance, une grande partie de ces espèces semblent privilégier une reproduction asexuée via fragmentation, clonage, stolons, ou rizhomes, comme cela a été signalé dans d'autres milieux pour les bryophytes pleurocarpes des forêts boréales (Frey and Kürschner, 2011), ou les espèces du genre *Vaccinium* (Eriksson and Fröberg, 1996). Le sol est quant à lui caractérisé par de très fortes

accumulations de matières organiques, qui peuvent atteindre des dizaines de centimètres (Cassagne et al., 2008; Gobat et al., 2010).

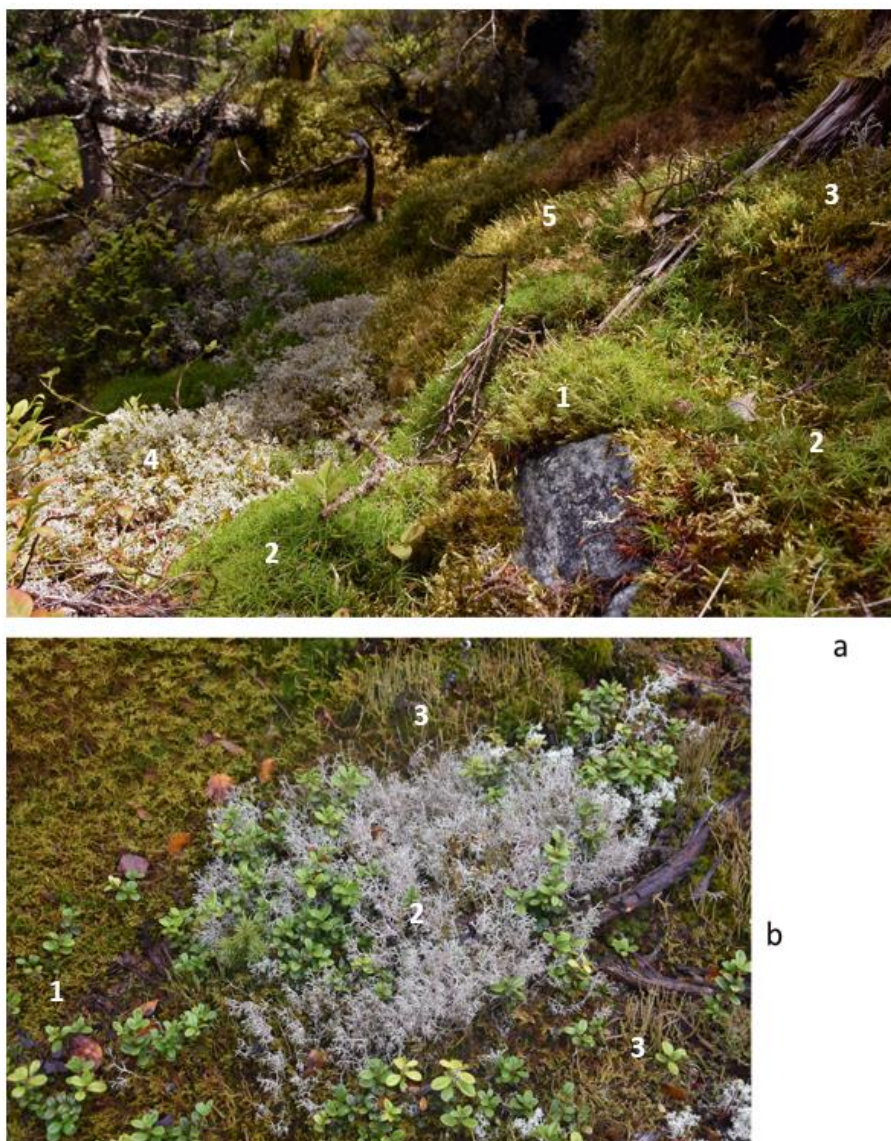


Figure 7: Photographies montrant l'assemblage structuré spatialement des communautés d'éboulis froids.

(a) Eboulis froid de La Croix 3 (Vanoise, 73). Patches notamment dominés par *Dicranum scoparium* (1), *Polytrichum formosum* (2), *Sanonia uncinata* (3) *Cladonia arbuscula* (4) et *Hylocomium splendens* (5).

(b) Eboulis froid des 3 ruisseaux (Belledonne, 38). Présence du chaméphyte *Vaccinium vitis-idaea* au sein de patches dominés par *Hylocomium splendens* (1), *Cladonia arbuscula* (2) et une espèce de *Cladonia* sp non identifiée (3).

L'une des caractéristiques probablement singulières des éboulis froids en comparaison d'autres microrefuges, est qu'ils abritent une mosaïque de différentes communautés coexistant à plusieurs échelles. En lien avec le système de ventilation, le refroidissement n'est pas totalement homogène dans la zone froide de l'éboulis, qui peut être découpée en secteurs de quelques dizaines à centaines de m<sup>2</sup> selon l'intensité du refroidissement et sa constance durant la phase estivale. Cela provoque la formation d'une mosaïque écologique à l'échelle de la zone froide de l'éboulis liées au pédoclimat, entre les secteurs dont le refroidissement constant et très intense abritent des communautés d'espèces essentiellement cryophiles sur des sols dont la décomposition de la matière organique est extrêmement ralentie, et d'autres secteurs qui, bien que tranchant avec les forêts voisines, abritent des communautés intermédiaires sur des sols progressivement plus évolués (Bertinelli et al., 1993). A l'échelle encore plus fine, de l'ordre de quelques dizaines de centimètres, la microtopographie due à la granulométrie de l'éboulis crée une hétérogénéité des conditions abiotiques, tout en influençant très probablement les relations biotiques, structurant les communautés végétales en patchs très facilement reconnaissables (Figure 7). A cette échelle, les patchs de végétation ont déjà été signalés dans les éboulis froids (e.g. Asta et al., 2001; Cassagne et al., 2008) mais, à notre connaissance, leur structure n'a jamais été étudiée.

Ces caractéristiques permettent aux éboulis froids de constituer un microrefuge pour un certain nombre d'espèces dont certaines sont à haute valeur patrimoniale. Par exemple, le site de Combe obscure (Dévoluy, 26) abrite l'une des populations de *Lycopodium annotinum* parmi les plus remarquables des Alpes (Bertinelli and Petitcolas, 1992) (Figure 8a). Cette espèce s'y développe en bordure de la zone la plus froide, probablement dans des secteurs où le système de ventilation est légèrement atténué ou moins intense lorsque le réservoir d'air froid interne de l'éboulis est réduit en fin de période estivale. Les bouleaux et pins à crochets, qui contrastent avec la pessière-sapinière présente autour du site, ne sont pas soumis au nanisme dans cette zone de l'éboulis, et apportent un couvert ombragé favorisant probablement le développement de cette espèce en complément des conditions froides et humides de l'éboulis. Une autre espèce protégée, *Huperzia selago*, est représentée quant à elle par quelques individus seulement dans la zone la plus froide de certains éboulis (Figure 8b). L'hétérogénéité des facteurs environnementaux dans les éboulis froids permet donc souvent, à l'échelle du site, d'abriter une grande richesse spécifique, ainsi qu'un grand nombre d'espèces rares très spécialisées. Un relevé bryologique sur l'éboulis froid des 3 Ruisseaux (Belledonne,



38) a ainsi montré que l'îlot écologique de ce site, d'une taille pourtant réduite à quelques centaines de m<sup>2</sup> seulement, abritait environ un tiers des espèces de bryophytes connues en Isère, entre espèces terricoles et rupicoles adaptées à des degrés divers aux conditions froides de l'éboulis et d'autres plus généralistes (Manneville and Chavoutier, 2010).

Par ailleurs, d'autres travaux suggèrent qu'en Europe Centrale, des éboulis froids ont pu offrir un habitat stable depuis les dernières glaciations pour des populations isolées d'araignées (Růžicka and Zacharda, 1994) et d'acariens (Zacharda et al., 2005). Une étude portant sur *Vaccinium vitis idaea* au Japon a également montré que les populations présentes sur un éboulis froid possédaient une structure génétique différente des populations présentes dans le même massif à plus haute altitude (Shimokawabe et al., 2016). Récemment, une étude dendrochronologique portant sur *Pinus uncinata*



a



b

a montré que les populations de l'éboulis froids de La Plagne (Chartreuse, 38) ont une croissance relativement stable ces dernières décennies, tandis que dans un autre site de basse altitude leur croissance a largement diminué depuis les années 90 en réponse à l'augmentation des températures au printemps et à l'assèchement du sol en période estivale (Corona et al., 2021).

Tous ces éléments convergent vers le fait que les éboulis froids et les mécanismes géomorphologiques et géophysiques qui les gouvernent ont pu, au moins sur certains sites, rester stables depuis le début de la période interglaciaire actuelle, et le sont

Figure 8 : Photographies montrant les populations sur éboulis froids de (a) *Lycopodium annotinum* (Combe obscure, Devoluy, 26) et (b) *Huperzia selago* (3 ruisseaux, Belledonne, 38). Photos : Grégory Loucougaray.

toujours actuellement. Ce sont autant d'arguments appuyant leur possible importance en tant que microrefuges froids.

### 3. Les éboulis froids comme modèle d'étude : intérêts et enjeux dans le cadre du réchauffement climatique

Si les éboulis froids représentent indéniablement une curiosité naturaliste ils constituent également, dans le cadre du réchauffement climatique, une opportunité pour approfondir le concept de microrefuges froids par une approche biogéographique mais aussi pour étudier les enjeux écologiques en lien avec le sol ou les assemblages d'espèces végétales dans de tels environnements. Plusieurs travaux ont ainsi utilisé le gradient pédoclimatique entre le cœur de la zone froide et la forêt adjacente à l'éboulis comme modèle pour simuler les ajustements à long terme des milieux boréo-arctiques face au réchauffement climatique. Par exemple de tels gradients ont déjà permis, en fonction de la température, d'analyser la matière organique du sol et les communautés pédofaunistiques (Cassagne et al., 2008; Celi et al., 2010), les processus d'agrégation dans le sol (Cécillon et al., 2010) ou encore de démontrer grâce à leur approvisionnement en carbone que les populations de *Picea abies* étaient limitées par le froid du sol dans l'éboulis mais par la photosynthèse dans les milieux adjacents (Hoch, 2008). Néanmoins, et bien qu'une telle approche puisse être intéressante pour étudier les effets de la température sur une espèce ou un processus particulier, elle trouve ses limites dans le fait qu'on ne connaisse pas précisément, aujourd'hui, les spécificités du fonctionnement écologique des éboulis froids. La température seule ne peut expliquer de manière satisfaisante les assemblages de communautés de ces écosystèmes ni les fonctions qu'ils assurent, et outre les autres facteurs abiotiques telles que l'humidité ou la ressource lumineuse possiblement propres aux éboulis froids, les relations biotiques jouent également un rôle majeur dans la réponse des écosystèmes à un changement des conditions environnementales (e.g. Kraft et al., 2015). L'interprétation de ces observations dans le cadre du réchauffement climatique sont de fait grandement limitées lorsqu'il s'agit de les généraliser à d'autres environnements froids supposés répondre de façon similaire à une augmentation de la température.

### 3.1. Les éboulis froids : des îlots d'écosystèmes vraiment assimilables à ceux des hautes altitudes/latitudes ?

En l'absence de travaux de recherches sur le sujet, la question se pose donc de savoir quelles sont les (dis)similarités entre le fonctionnement écologique des éboulis froids et celui des écosystèmes plus largement répandus à haute altitude/latitude. L'abondance de la ressource lumineuse et la température du sol y sont comparables, durant la période de végétation, à celle de la zone de combat alpine (Körner & Hoch 2006). Mais l'abondance de lichens terricoles et de bryophytes, largement répandus dans les régions nordiques, pourraient plutôt rapprocher ces milieux des écosystèmes de la zone de combat boréo-arctique. Les sols, outre la faible minéralisation et disponibilité en nutriments typiques des écosystèmes terrestres froids, sont caractérisés par une forte accumulation de matières organiques et une humidité qui pourraient également les rapprocher des sols septentrionaux plutôt que ceux des hautes altitudes (e.g. Gobat et al., 2010).

Au-delà de ces apparentes similitudes, les éboulis froids possèdent probablement certaines spécificités d'un point de vue écologique et biogéographique. L'une des plus évidentes est que leur taille limitée les contraint à un pool d'espèce réduit à leur environnement immédiat, pourtant très différent. Les espèces qu'ils sont susceptibles d'abriter sont donc celles conjointement capables de se développer dans les conditions abiotiques très rudes qui les caractérisent, et de posséder une histoire biogéographique compatible avec le pool d'espèce local, dont le microrefuge qu'ils constituent peut-être une partie intégrante depuis les dernières glaciations (cf. Nekola, 1999; Růžička et al., 2012; Zacharda et al., 2005). En conséquence les éboulis froids abritent en réalité des communautés mixtes, entre espèces spécialisées dans les conditions froides qu'ils procurent, pour lesquelles ils peuvent effectivement agir en tant que micro-refuge, et espèces généralistes à large amplitude écologique issues des écosystèmes environnants pouvant y être très abondantes telles que, entre autres, *Vaccinium myrtillus* ou les bryophytes *Hylocomium splendens* et *Pleurozium schreberi* (Figure 9).

De telles coexistences sont intéressantes à étudier car elles participent grandement à définir les bordures des aires de répartition des espèces, et pourraient jouer un rôle très important entre espèces spécialistes et espèces plus généralistes remontant en altitude ou en latitude en raison du réchauffement climatique (e.g. Armitage and Jones, 2020). La question qui se pose ici est donc de savoir, lorsque l'on étudie les mécanismes de coexistence des communautés végétales, quels sont les

mécanismes communs d'un point de vue fonctionnel que l'on peut observer dans de telles situations, indépendamment de la composition taxonomique de ces communautés.



Figure 9 : Coexistence entre *Salix reticulata*, un saule nain spécialiste des conditions froides relativement répandu dans la toundra arctique et l'étage alpin des massifs européens, et la bryophyte *Hylocomium splendens*, espèce très généraliste, ubiquiste des forêts tempérées et boréales de l'hémisphère nord. Eboulis froid de La Croix 3 (Vanoise, 73).

### 3.2. Quelle variabilité entre les éboulis froids ?

Lors des premières sorties exploratoires en vue de la réalisation de ce travail, le premier ressenti était celui d'une variabilité importante entre les différents éboulis froids, tant en termes de d'abondance des principales formes de vie, que de composition taxonomique, de richesse spécifique et de pédogénèse, qui se reflétait sur l'aspect visuel de ces îlots écologiques. La seule étude ayant porté sur la composition taxonomique de plusieurs éboulis froids à notre connaissance montre effectivement que sur l'île d'Hokkaido (Japon), les espèces végétales peuvent grandement différer

entre les 26 sites étudiés en raison de la variabilité des caractéristiques édaphiques et de l'ouverture du milieu (Wakui et al., 2017). On pourrait pourtant penser qu'étant donné le facteur extrêmement limitant constitué par la température du sol, similaire entre les éboulis froids, celui-ci prédomine dans la sélection des espèces au sein du pool local, conduisant à une forme d'homogénéité des communautés qui y sont présentes au sein d'une même région. En effet la température estivale est le facteur principal pour expliquer la distribution de la végétation dans les hautes latitudes (Walker et al., 2016). Une autre question centrale est donc de savoir si, malgré cette apparente variabilité taxonomique, les éboulis froids accueillent des écosystèmes similaires sur le plan fonctionnel. L'approche par les traits fonctionnels est intéressante à ce titre parce qu'elle peut en effet permettre d'identifier à la fois des réponses des plantes face aux changements de conditions environnementales, mais également l'effet de ces plantes sur l'écosystème (Lavorel and Garnier, 2002). Dans le cadre des éboulis froids et plus globalement des microrefuges froids, c'est donc une manière de s'affranchir l'aspect purement taxonomique pour tenter de comprendre les processus écologiques à l'œuvre sur un panel de sites différents.

#### 4. Approches développées dans la thèse.

**Le travail élaboré dans cette thèse est centré autour de 2 principaux objectifs :**

- **Apporter des connaissances fondamentales sur le fonctionnement écologique des éboulis froids.**
- **Caractériser les processus écologiques communs entre les éboulis froids en lien avec les conditions abiotiques procurées par le système de refroidissement, et ce, indépendamment de leur variabilité en termes de contextes environnementaux.**

Outre le fait d'apporter des éléments de compréhension aujourd'hui très limités sur le fonctionnement écologique des éboulis froids en tant que tel, ces objectifs pourraient permettre d'améliorer la perception de leur capacité à agir comme microrefuge pour des espèces adaptées aux conditions froides face au réchauffement climatique. Ils pourront également apporter des éléments de réflexion quant aux interprétations basées sur des processus écologiques observés dans les quelques hectares couverts par un éboulis froid en vue de les mettre en perspective face aux écosystèmes froids occupant de vastes surfaces à plus haute altitude et/ou latitude, si tant est que cela soit possible.

La question centrale ici, en lien avec ces objectifs, est donc de savoir si des éboulis froids qui ont en commun le système de refroidissement, mais présentent des contextes environnementaux variés (e.g. roche-mère, exposition, macroclimat, pool d'espèces), abritent des communautés structurellement et fonctionnellement similaires en lien avec les effets de ce système de refroidissement.

Parmi les composantes de l'îlot écologique des éboulis froids, le sol est au contact direct du système de ventilation, qui apporte également un surplus d'humidité. Dans les milieux particulièrement contraignants, où l'activité biologique est limitée, l'influence de la roche-mère est généralement très importante (Gobat et al., 2010). On peut donc s'interroger sur la variabilité des sols présents dans ces îlots écologiques et leur lien avec ce contexte abiotique singulier, d'autant que l'une des rares études sur le sujet suggère qu'ils jouent un rôle très important sur la composition

taxonomique des communautés végétales des éboulis froids (Wakui et al., 2017). Toutefois les stratégies d'adaptation aux conditions biotiques et abiotiques des espèces dans les milieux très contraignants tels que les écosystèmes froids tendent à converger sur le plan fonctionnel, indépendamment de la simple composition taxonomique des communautés (Kemppinen et al., 2021; Kergunteuil et al., 2018). En gardant à l'esprit les enjeux autour des microrefuges et des analogies avec les écosystèmes froids, on peut donc s'interroger sur les interrelations entre le contexte abiotique particulier des éboulis froids, leur couverture pédologique, et les mécanismes d'assemblages des communautés végétales.

Dans ce cadre nous avons donc choisi de développer trois différentes approches focalisées sur le fait d'apporter des connaissances nouvelles sur le fonctionnement écologique des éboulis froids (Figure 10), à savoir l'étude : des formes d'humus dans les éboulis froids (Chapitre 1), de la structure spatiale de la végétation (Chapitre 2), et des traits fonctionnels des espèces végétales les plus abondantes dans les éboulis froids (Chapitre 3).

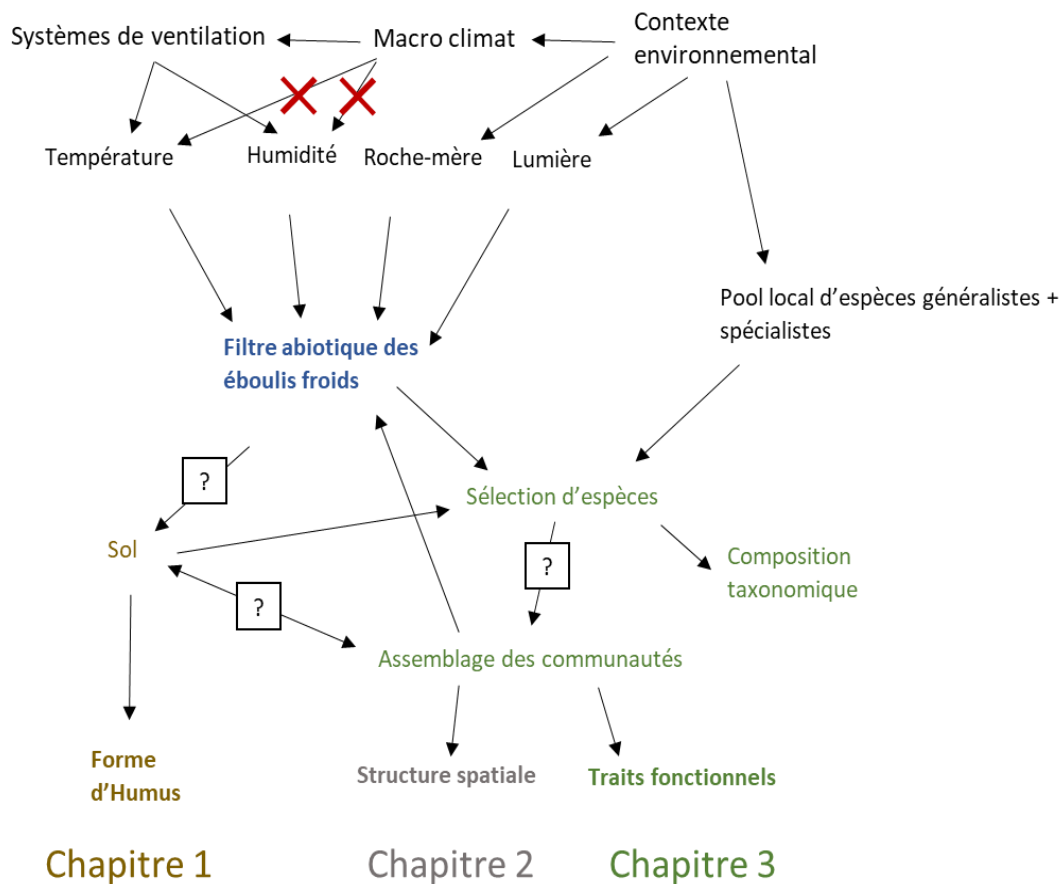


Figure 10 : Schéma conceptuel des approches développées dans cette thèse.

On se demande dans quelle mesure l'effet du système de ventilation, qui prédomine sur le macro climat pour gouverner notamment la température et l'humidité du sol, implique des processus écologiques communs aux éboulis froids et outrepassé les effets du contexte environnemental propre à chaque site.

On suppose que ce contexte, impliqué entre autres par les effets abiotiques (notamment la roche mère) et le pool d'espèces locales, va déterminer la composition taxonomique des communautés végétales. En revanche, durant l'assemblage des communautés, seules les espèces capables de se développer dans les conditions froides seront sélectionnées, ce qui peut impliquer des processus fonctionnels communs aux éboulis froids. Par exemple, le froid empêche les arbres de se développer, ne permettant qu'aux espèces atteintes de nanisme de croître (sélection et effet du filtre sur l'assemblage des espèces), ce qui augmente les ressources lumineuses de manière considérable (effet de cet assemblage sur le filtre abiotique) pour les strates muscinales et arbustives, les favorisant, ce qui impacte à nouveau fortement ces communautés. Pour étudier cela nous allons nous intéresser à la structure spatiale des communautés (Chapitre 2) et à leurs traits fonctionnels (Chapitre 3).

On se demande également dans quelle mesure le sol est lié au filtre de l'éboulis (froid + humidité en commun mais roche- mères variées) et quelles peuvent être à la fois l'impact des communautés végétales sur le sol, et l'impact du sol sur celles-ci.



#### *4.1. Les formes d'humus : des indicateurs synthétiques du fonctionnement du sol*

Les formes d'humus sont les parties supérieures du sol influencées par la matière organique, que l'on détermine à partir de la superposition et de l'épaisseur des différents types d'horizons organiques et organo-minéraux qui les composent. Ces horizons sont structurés par les déjections des diverses communautés pédofaunistiques lorsque celles-ci sont suffisamment actives, ou par des processus physico-chimiques dans le cas contraire (Zanella et al., 2011). Le principal intérêt des formes d'humus est donc qu'elles constituent un indicateur synthétique et facilement mobilisable de l'activité de la pédofaune et des processus abiotiques à l'œuvre dans le sol. Les formes d'humus réagissent fortement aux conditions abiotiques puisque celles-ci influencent directement l'activité des organismes du sol et les processus tels que l'hydromorphie ou la formation d'agrégats par les cycles de gel/dégel (Ponge, 2003; Zanella et al., 2011). Ces indicateurs sont également très sensibles à la végétation sus-jacente et à la qualité de la litière, capable de grandement limiter ou favoriser l'activité de la faune du sol selon sa récalcitrance et sa tendance à l'acidification, reflétant ainsi les relations sol-plante (Ponge, 2013).

Les formes d'humus paraissent ainsi appropriées en vue d'une approche comparative des sols des éboulis froids, afin à la fois d'identifier des mécanismes communs aux sols de différents éboulis, et d'évaluer leur couplage avec la végétation. Ces indicateurs sont connus pour tendre vers deux formes dépendantes de la roche-mère dans les écosystèmes froids : l'humus de type Mor en conditions acidifiantes et de type Tangel sur roche-mère carbonatée (Figure 11). Bien qu'aucune étude ne se soit directement penchée sur le sujet, les quelques observations relatant les formes d'humus des éboulis froids n'ont pas toutes utilisé les mêmes classifications, mais semblent effectivement témoigner de formes d'humus de type Mor (Cécillon et al., 2010; Kneisel et al., 2015) ou Tangel (Bertinelli et al., 1993; Cassagne et al., 2008). Certains travaux notent également l'influence de la saturation en eau dans le sol, pouvant conduire à des horizons histiques sur certains sites (Celi et al., 2010; Gobat et al., 2010; Kneisel et al., 2015). Mais ces observations sont très sporadiques, et l'on peut se demander si les conditions pédoclimatiques très particulières des éboulis froids influencent les formes d'humus et leurs trajectoires habituelles en accord avec les roches-mères, ou si l'influence de la végétation ou du contexte abiotique peut les mener à en sortir.

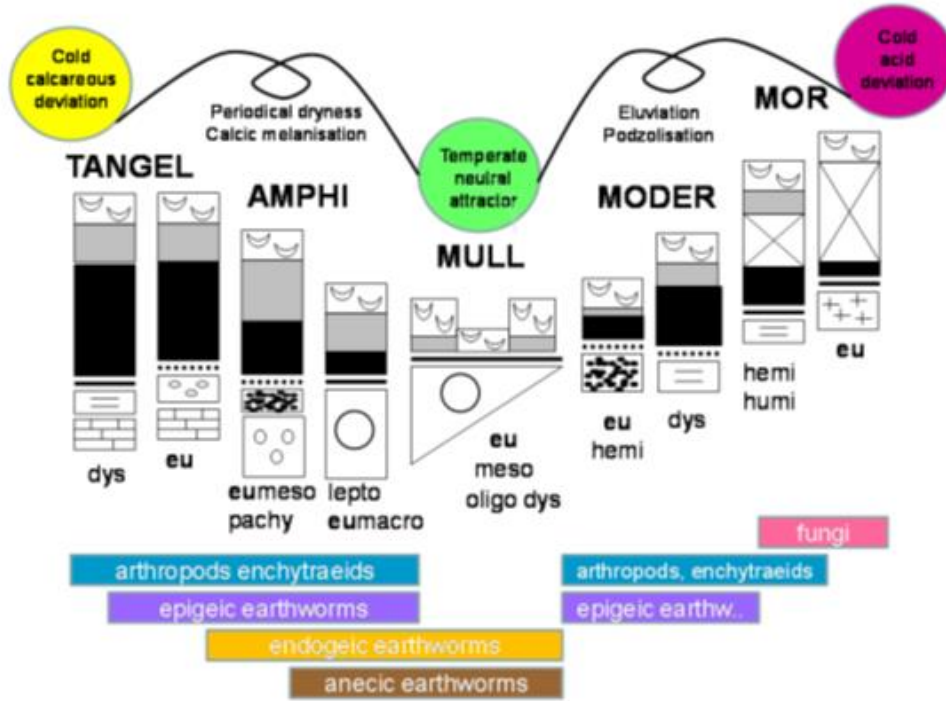


Figure 11 : Schéma des deux principales trajectoires des formes d'humus habituellement observées avec le refroidissement des températures du sol ainsi que les horizons qui les composent et les principales communautés de la pédofaune à l'origine de leur formation (Zanella et al., 2009).

Dans le cadre de cette thèse, l'étude comparative des formes d'humus de plusieurs éboulis froids dont la roche-mère diffère permettra également d'évaluer l'influence de celle-ci sur la composition taxonomique des communautés. *In fine*, cette approche peut apporter des éclairages sur le couplage sol-végétation dans les éboulis froids, en s'interrogeant sur l'influence mutuelle entre le sol et la composition taxonomique de la végétation dans ces milieux, ainsi qu'entre le sol et la structure des communautés végétales indépendamment de leurs éventuelles divergences sur le plan taxonomique.

#### 4.2. La structure spatiale de la végétation, résultante des relations biotiques et des stratégies de colonisation.

La structure spatiale des communautés végétales est une composante cruciale contribuant aux règles d'assemblage, à leur fonctionnement et à leurs dynamiques (Herben & Hara, 2003; Legendre & Fortin, 1989; Turnbull et al., 2007). Elle reflète en effet notamment l'intensité des relations biotiques constituées par la compétition (Pacala & Levin, 1997) et la facilitation (Berdugo et al., 2019) inter- et intraspécifiques, de même que les stratégies de colonisation spatiale des organismes (Bolker et al., 2003; Legendre & Fortin, 1989). La structure spatiale de la végétation impacte par ailleurs de nombreuses fonctions de l'écosystème, en interagissant avec le sol (Ettema & Wardle, 2002; Maestre et al., 2005) ainsi que la sélection des espèces et leur coexistence (Turnbull et al., 2007).

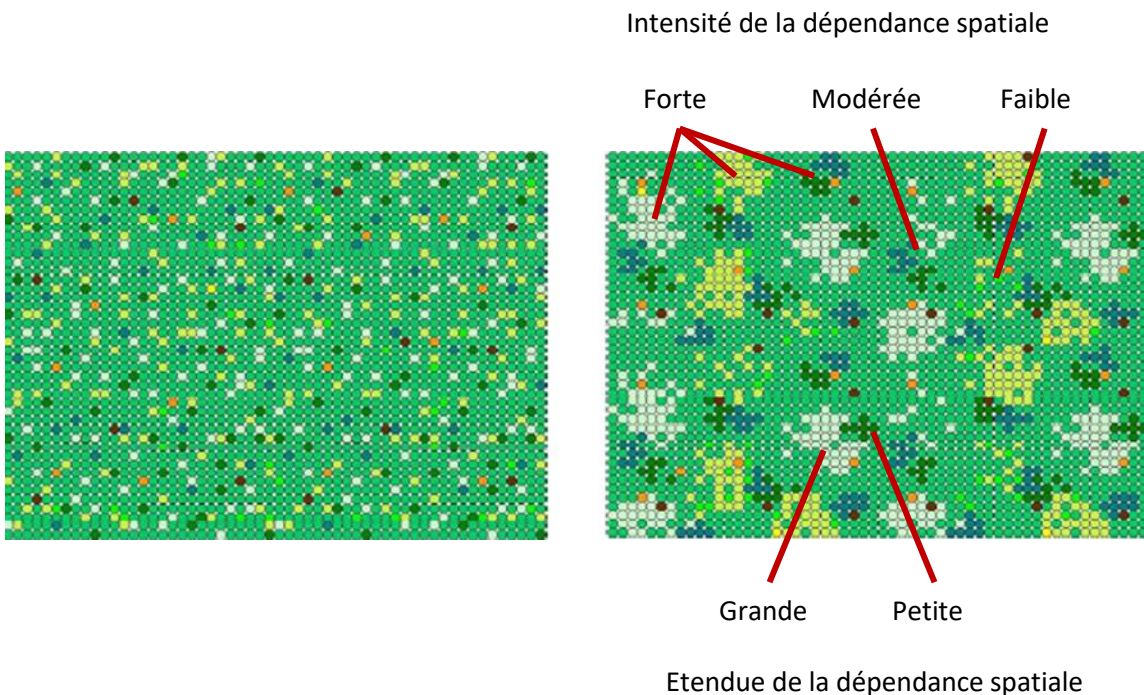


Figure 12 : Représentation schématique de l'agrégation spatiale des communautés. (a) Pas de structuration spatiale : la distribution des espèces est aléatoire. (b) Structuration spatiale globalement forte que l'on peut déterminer par l'intensité et l'étendue de la dépendance spatiale des espèces. D'après Deléglise (2011).

L'agrégation spatiale inter et intraspécifique est l'une des composantes clé de la structure spatiale qui influence l'assemblage des communautés végétales (Herben & Hara, 2003). Une telle agrégation est favorisée par les microtopographies complexes (Herben & Hara, 2003), les relations de

facilitation (Alados et al., 2017; Cerfonteyn et al., 2011) et les modes de reproduction asexués (Benot et al., 2013). Or, les éboulis froids présentent non seulement une microtopographie particulièrement complexe, mais aussi des communautés végétales dominées en grande partie par des espèces dont la reproduction est essentiellement asexuée. Il en résulte effectivement une structuration spatiale parfois spectaculaire visuellement, mais qui n'a jamais été étudiée jusqu'à présent. Les analyser pourrait donc apporter des connaissances sur les interactions biotiques en place dans les communautés végétales des éboulis froids et les stratégies de colonisation des espèces qui les composent.

L'étude de l'agrégation spatiale des communautés repose sur deux éléments : l'étendue et l'intensité de la dépendance spatiale. L'étendue de la dépendance spatiale correspond à la taille des patchs formés par l'agrégation structurée des espèces, et s'avère étroitement liée à leur distance de propagation. Celle-ci se fait essentiellement par reproduction sexuée lorsque la dépendance spatiale est importante sur de grandes surfaces, par exemple dans les peuplements forestiers, et, pour ce qui nous intéresse ici, le plus souvent par reproduction asexuée, clonale, par fragmentation, rhizomes ou stolons à échelle fine (Herben and Hara, 2003; Legendre and Fortin, 1989). L'intensité de cette dépendance est reflétée par le contraste entre les patchs, qui correspondent au degré d'agrégation intraspécifique des espèces (Purves and Law, 2002) (Figure 12).

L'analyse des patrons spatiaux communs aux éboulis froids, et ce malgré la variabilité de leur composition taxonomique, permettra de nous renseigner sur les stratégies d'assemblage typiques de ces milieux.

#### *4.3. L'approche par les traits fonctionnels des espèces végétales : une méthode pour analyser la réponse des communautés et leur effet sur le fonctionnement de l'écosystème face à un changement des conditions environnementales.*

Les traits fonctionnels sont des caractéristiques physiologiques, morphologiques ou phénologiques qui impactent la performance des espèces via leur effet sur la croissance, la reproduction, et la survie (e.g. Violle et al., 2007). L'approche par les traits fonctionnels a connu un grand essor en sciences de l'écologie depuis la fin du XXe siècle parce qu'elle permet d'étudier des processus écologiques à l'œuvre sur de multiples espèces, communautés et écosystèmes (Enquist et

al., 2015; Funk et al., 2017). L'étude de la structure fonctionnelle des communautés, c'est-à-dire la combinaison de traits fonctionnels des individus qui les composent, peut par exemple permettre d'appréhender leur réponse globale face au réchauffement climatique (Bjorkman et al., 2018), les différentes stratégies d'adaptation adoptées par les plantes dans les écosystèmes froids (Thomas et al., 2020), ou de mettre en lumière les services écosystémiques qu'elles fournissent (e.g. Lavorel, 2013).

Les communautés végétales présentes dans des conditions environnementales similaires, et notamment très contraignantes, peuvent afficher une convergence fonctionnelle, autrement dit une sélection d'attributs de traits fonctionnels similaires entre les espèces (Fraser et al., 2016; Laiolo and Obeso, 2017; Read et al., 2014). Cela conduit à l'existence de syndromes de traits, c'est-à-dire à des tendances globales convergentes de certains attributs des plantes reflétant leurs stratégies communes d'adaptation aux conditions abiotiques mais aussi biotiques de ces milieux (Kemppinen et al., 2021; Kergunteuil et al., 2018). De manière générale, les traits fonctionnels à l'échelle des communautés sont corrélés aux conditions environnementales des milieux dans lesquels elles se développent (Bruehlheide et al., 2018) et répondent donc aux changements de ces conditions provoqués par le réchauffement climatique, comme par exemple dans la toundra arctique (e.g. Bjorkman et al., 2018).

Parmi les traits fonctionnels les plus étudiés chez les plantes figurent ceux en lien avec les stratégies d'acquisition des ressources (Figure 13). En effet les plantes doivent trouver un équilibre entre investir dans la longévité et la résistance des feuilles au stress et aux perturbations, et leur potentiel de croissance (Wright et al., 2004). Ce compromis fondamental permet de déterminer les stratégies en lien avec l'acquisition des ressources des plantes, entre celles plutôt conservatrices privilégiant la longévité et la résistance des feuilles, et celles plus acquisitrices se focalisant sur la croissance (Gorné et al., 2020). Les principaux traits fonctionnels en lien avec l'acquisition et l'investissement des ressources des feuilles, à savoir la Surface Spécifique Foliaire (SSF), le Taux de Matière Sèche des Feuilles (TMSF) ou encore le Taux d'Azote des Feuilles (TNF), permettent donc de détecter ces stratégies et également de prévoir la réponse à l'échelle de l'écosystème face au réchauffement climatique. Ainsi les communautés de plantes vasculaires des écosystèmes de la toundra arctique sont supposées présenter des stratégies globalement plus acquisitrices en réponse au changement climatique, ce qui aura des impacts sur l'écosystème et les fonctions qu'il assure, avec

des feuilles par exemple moins récalcitrantes à la décomposition dans le sol (Bjorkman et al., 2018; Cornelissen et al., 1999). Cette approche a été récemment appliquée également aux lichens et aux bryophytes, dont les particularités physiologiques et morphologiques rendent toutefois l'interprétation difficile, et requièrent des efforts de recherches (Roos et al., 2019; St. Martin and Mallik, 2017; van Zuijlen et al., 2022)(Figure 13). Bryophytes et lichens sont en effet grandement affectés par la présence en eau du milieu dans lequel ils évoluent, en raison de leur poïkiloïdrie – l'incapacité à réguler activement la teneur en eau de leurs tissus –, ce qui les conduit à adopter des stratégies de conservation qui leur sont spécifiques, et la surface spécifique des rameaux des bryophytes est par exemple corrélée à leur capacité de rétention en eau (e.g. van Zuijlen et al., 2022).

Les adaptations des plantes et leur réponse aux changements des conditions environnementales peuvent par ailleurs s'observer aux échelles de l'individu (variabilité intraspécifique), de l'espèce (sélection des espèces et de leurs traits et attributs) et de la communauté (structure et assemblage des espèces et de leurs traits, voir Figure 13)(Lepš et al., 2011; Read et al., 2014; Siefert et al., 2015). Si la réponse des plantes face à un changement des conditions environnementales passe par une forte variabilité intraspécifique des traits, cela peut impliquer une relative stabilité de la composition taxonomique de la communauté. Si en revanche la variabilité intraspécifique de la majorité des espèces n'est pas suffisante, la réponse à l'échelle de la communauté impliquera un turnover d'espèce important et un bouleversement de l'assemblage d'espèces (Siefert et al., 2015).

En s'intéressant aux traits fonctionnels des espèces et des communautés présentes dans les microrefuges constitués par les éboulis froids, cette approche peut donc permettre de s'affranchir des limites de l'aspect purement taxonomique pour mieux comprendre leur fonctionnement écologique. Dans le cadre de ce travail, nous avons ainsi choisi de nous concentrer sur l'identification des traits en lien avec l'acquisition des ressources et les compromis reflétant les différentes stratégies d'adaptation des espèces et des formes de vie dans les éboulis froids. Nous nous interrogeons par ailleurs sur la variabilité intraspécifique des espèces généralistes également présentes dans les milieux environnants. Cette approche s'inscrit dans l'optique d'identifier la variabilité des stratégies d'adaptation possibles pour les espèces présentes dans l'îlot écologique des éboulis froids, à la fois les spécialistes de ces milieux et les généralistes également présentes dans les écosystèmes qui les englobent, et ce en identifiant les spécificités propres aux chaméphytes, bryophytes, et lichens. De

telles stratégies communes aux différents sites pourraient entre autres permettre d'approfondir les réflexions autour de l'analogie entre l'îlot écologique réduit des éboulis froids et les écosystèmes froids plus largement répandus.

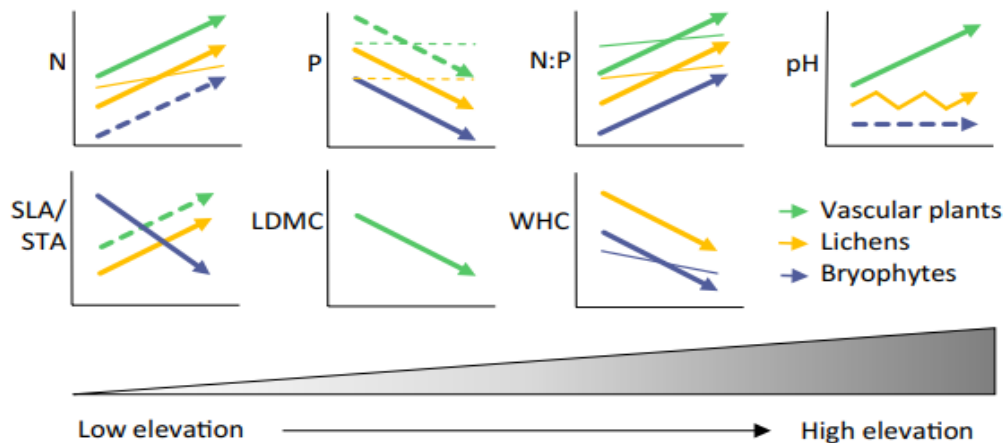


Figure 13: Réponse de plusieurs traits fonctionnels des plantes vasculaires, bryophytes et lichens en lien avec l'acquisition de ressources face au changement des conditions environnementales dues à l'élévation en altitude dans la toundra norvégienne à l'échelle de la communauté (Roos et al, 2019).

Ces traits sont mesurés sur les feuilles pour les plantes vasculaires, les rameaux (ou parties vertes) des bryophytes, et les thalles des lichens. N = concentration en azote ; P = concentration en phosphore ; N:P = rapport azote/phosphore ; pH = pH des tissus ; SLA/STA = surface spécifique foliaire/des thalles ; LDMC = taux de matière sèche ; WHC = capacité de rétention en eau.

Les lignes épaisses représentent la réponse totale (variabilité intraspécifique + turnover d'espèces) au niveau de la communauté, et les lignes fines les réponses pour lesquelles la variabilité intraspécifique a un effet important à l'échelle de la communauté. Les lignes pleines correspondent à une réponse significative ( $p < 0.05$ ) au contraire des lignes en pointillés ( $p > 0.05$ ). Les fines lignes horizontales en pointillés sur la concentration en phosphore signifient que la variabilité intraspécifique semble avoir un effet important sur ce trait à l'échelle de la communauté mais indépendamment de l'altitude.

Cette étude montre que les traits peuvent répondre très différemment en fonction des formes de vie (surface spécifique foliaire notamment), et n'indiquent pas toujours des stratégies plus conservatrices avec l'augmentation de l'altitude.

---

Sites d'études et démarche expérimentale  
adoptée.

---



## 1. Eboulis froids connus dans les Alpes françaises

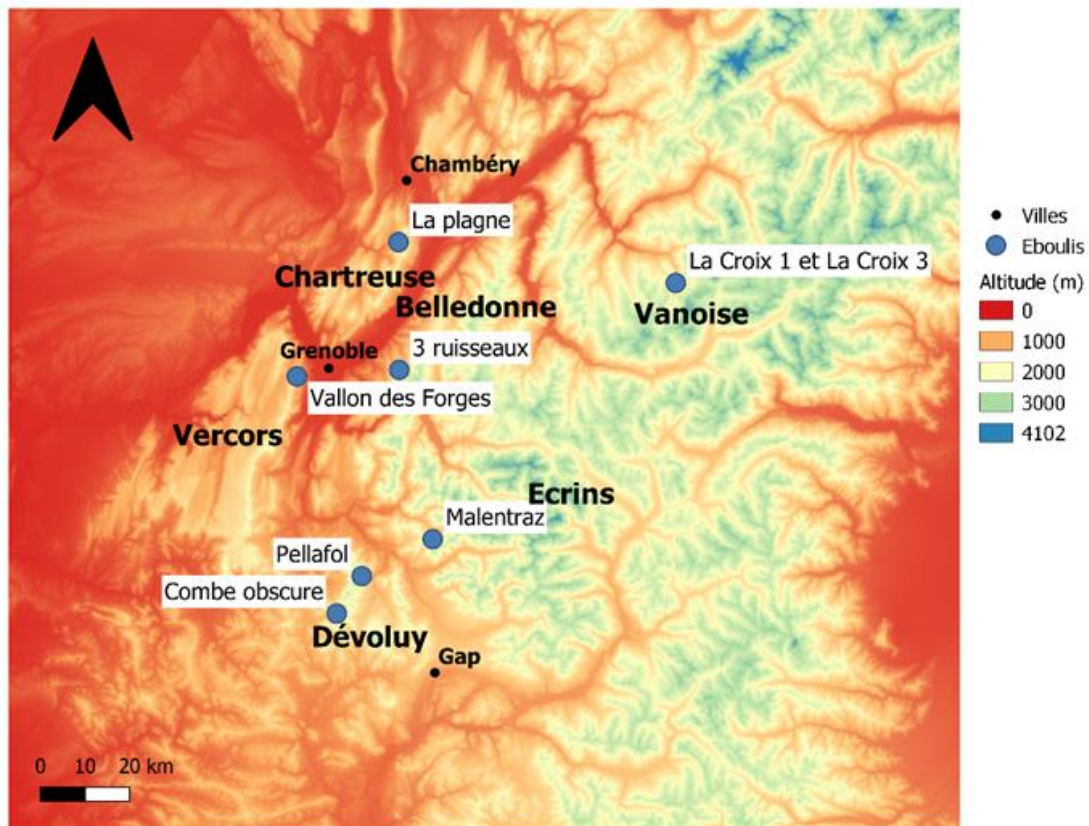
À l'heure actuelle, 43 éboulis froids sont connus dans les Alpes et le Jura français selon le Conservatoire Botanique National Alpin (communication personnelle), sur divers substrats géologiques et dans des conditions géomorphologiques variées. La majorité sont néanmoins répertoriés dans les Alpes du Nord, en particulier dans les Préalpes, du Dévoluy au Chablais.

Un suivi thermique a été progressivement mis en place sur plusieurs sites sous la coordination du CBNA et du laboratoire Pacte de l'Université Grenoble Alpes depuis 2012 grâce à l'installation de capteurs de température au niveau du sol et à 2m de hauteur. Aujourd'hui, une dizaine de sites sont équipés depuis les éboulis froids de Combe Obscure et de Pellafol (Dévoluy) jusqu'à ceux de La Croix 1 et La Croix 3 (Vanoise) couvrant également les massifs des Ecrins, du Vercors, de Belledonne et de la Chartreuse.

## 2. Sites sélectionnés et relevés de température

Site	Massif	Longitude	Latitude	Altitude (m)	Roche-mère	Etage de végétation	Zone témoin	Chapitres de la thèse
La Plagne	Chartreuse	5.9131	45.4991	1150	Calcaire urgonien	Montagnard		1, 2
Vallon des Forges	Vercors	5.6373	45.1582	1650	Calcaire urgonien	Subalpin		1
Pellafol	Dévoluy	5.8728	44.7635	1250	Calcaire sénonien	Montagnard	X	1, 2, 3
Combe obscure	Dévoluy	5.7842	44.6825	1480	Calcaire sénonien	Montagnard		2
3 Ruisseaux	Belledonne	5.9245	45.1825	1200	Gneiss / amphibolite	Montagnard	X	1, 2, 3
Malentrax	Ecrins	6.0464	44.8456	1480	Gneiss	Montagnard		1, 2
La Croix 1	Vanoise	6.7064	45.3963	1420	Quartzite	Montagnard	X	2, 3
La Croix 3	Vanoise	6.7030	45.3972	1460	Quartzite	Montagnard	X	2, 3

*Tableau 1 et Figure 14 : Localisation des sites d'étude et principales caractéristiques de leur contexte environnemental. Sont également indiqués les sites pour lesquelles nous avons utilisé des zones témoin apparentées, et les chapitres de la thèse dans lesquels ils sont étudiés.*



Nous avons sélectionné un panel de 9 éboulis froids au total dans le cadre de cette thèse, dans le but de concilier la plus grande variété de contextes environnementaux possibles et une certaine facilité d'accès. Ce panel d'éboulis présente des conditions abiotiques représentatives de la variabilité des sites connus dans les Alpes du Nord en France, avec notamment une diversité de massifs représentés et de roche-mères (Tableau 1 et Figure 14). Il semble important de préciser que les éboulis froids de La Croix 1 et La Croix 3 (Vanoise, 73), séparés de quelques centaines de mètres de distance, correspondent bien à deux éboulis froids ventilés indépendants. La Croix 1 est par ailleurs le seul site de notre panel où la couverture forestière est relativement dense, malgré la présence d'arbres nains. Dans l'optique d'étudier la variabilité intraspécifique des espèces généralistes présentes dans les éboulis et hors éboulis nous avons également sélectionné 4 zones témoins apparentées aux éboulis froids de Pellafof (Dévoluy, 38), 3 Ruisseaux (Belledonne, 38), La Croix 1 et La Croix 3 (Vanoise, 73). Celles-ci sont situées à quelques dizaines à centaines de mètres de la zone froide de ces éboulis, hors

des secteurs sujets au refroidissement par le système de ventilation, dans la forêt environnante et à altitude, roche-mère et exposition similaires.

Tous les sites à l'exception de celui du Vallon des Forges (Vercors, 38) ont pu être équipés de capteurs de température, parfois en complément de capteurs déjà existant, pour garantir un suivi du pédoclimat sur la zone la plus froide des éboulis. Certains étaient des capteurs hygrothermiques qui auraient dû nous permettre de mesurer l'hygrométrie du sol, mais malheureusement l'ensemble des données hygrométriques se sont révélées inexploitable, affichant des mesures aberrantes. Par ailleurs certaines pannes de capteurs, problèmes de pile et saturation de la mémoire des capteurs ont conduit à quelques pertes de données sur certains laps de temps. Nous avons tout de même pu mesurer la température estivale (01 juin au 31 août) sur l'ensemble des sites durant au moins une saison entre 2015 et 2019, à l'exception du capteur de la zone témoin apparentée à La Croix 3, dont nous avons découvert qu'il avait disparu lors de notre premier relevé de température.

### 3. Protocoles mis en œuvre

Les éboulis froids sélectionnés présentent donc différents contextes environnementaux, et les îlots écologiques des différents sites peuvent eux-mêmes être divisés en différents secteurs de quelques dizaines à centaines de m<sup>2</sup> en fonction de l'intensité du système de refroidissement (e.g. Bertinelli et al., 1993), bien que ces secteurs soient plus ou moins marqués selon les sites. Nous avons dans ce travail pris le parti de nous focaliser sur le secteur le plus froid des éboulis, dont les conditions pédoclimatiques apparaissent homogènes entre les sites et contrastent le plus fortement avec les milieux environnants, ce qui en fait les zones les plus susceptibles de constituer un refuge pour les espèces adaptées aux conditions froides.

#### *3.1. Caractérisation des formes d'humus dans les éboulis froids*

Le but de cette approche est d'utiliser un indicateur synthétique du fonctionnement du sol, les formes d'humus, dans une optique comparative entre des éboulis dont les contextes environnementaux et notamment la roche-mère diffèrent. Nous cherchons également à savoir si la végétation dominante (bryophytes vs chaméphytes) peut avoir une influence sur les principales

caractéristiques du sol. Pour cela nous avons étudié 5 éboulis froids présents dans 5 massifs différents (Belledonne, Chartreuse, Vercors, Ecrins, Dévoluy).

Nous avons réalisé 6 profils de sol complets par site, dans lesquels nous avons effectué des prélèvements dans chaque horizon identifié. L'emplacement de ces profils a été déterminé en fonction de la forme de vie dominante (2 sous chaméphytes, 2 sous bryophytes, 2 sous communautés mixtes).

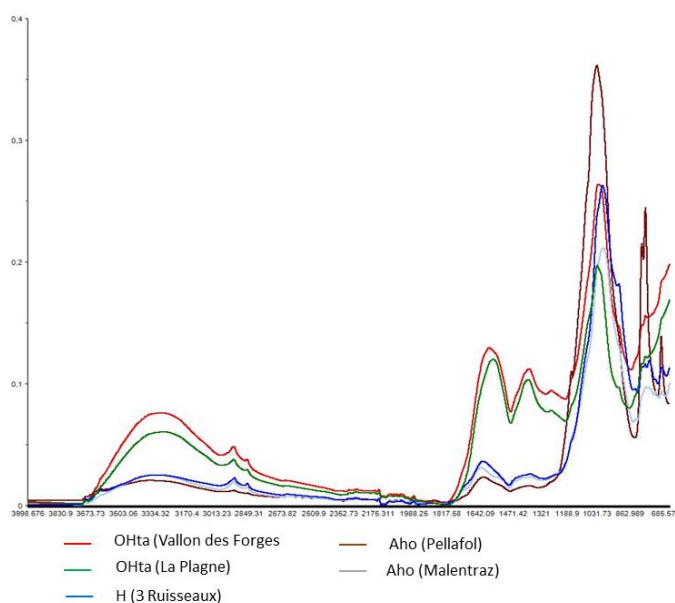


Figure 14 : Spectres de réflectance dans le moyen infrarouge des horizons inférieurs des formes d'humus moyennés par site sur les 5 éboulis froids abordés dans le chapitre 1. L'axe des abscisses correspond aux bandes spectrales dans le moyen infrarouge ( $4000\text{ cm}^{-1}$  à  $600\text{ cm}^{-1}$ ), et l'axe des ordonnées à la valeur de la réflectance pour chaque bande spectrale. Un tel graphique est difficile à interpréter en tant que tel, mais les données spectrales peuvent être utilisées pour discriminer un panel de sols ou pour établir des indices sur certaines bandes spectrales ciblées (e.g. Cécillon et al., 2012).

Le but est d'analyser ensuite le taux de carbone, d'azote et le pH dans chaque horizon afin de reconstituer les profils d'humus complets et leurs principales caractéristiques, et de discriminer les différents horizons en fonctions des données obtenues par spectroscopie infrarouge. La spectroscopie infrarouge est en effet une technique désormais très répandue pour les analyses de sol, parce qu'elle reflète les classes chimiques des composés de la matière organique (e.g. Artz et al., 2008; Cécillon et al., 2012) (Figure 15). Son utilisation peut donc permettre de faciliter la caractérisation de certains horizons très particuliers que nous avons rencontré dans les éboulis froids, et d'analyser les différentes

compositions de la matière organique du sol à l'échelle moléculaire en fonction des conditions environnementales de chaque site.

### *3.2. Analyses de la végétation*

#### *3.2.1. Analyse de la structure spatiale des communautés*

Nous avons souhaité analyser la structure spatiale des communautés végétales à échelle fine, afin d'étudier les mécanismes de dépendance spatiale des espèces et des formes de vie dans les éboulis froids. Le but ici est à la fois déterminer l'étendue de cette dépendance et son intensité.



*Figure 16 : Dispositif mis en œuvre pour effectuer les relevés de végétation dans l'optique du chapitre 2 de la thèse*

Pour ce faire, nous avons réalisé, sur 7 éboulis froids, des relevés de végétation spatialisés. Sur chaque site nous avons disposé aléatoirement 4 quadrats de 1\*1m (n = 28 au total), divisés en 100 carrés de 10\*10cm (n = 2800). Dans chacun des carrés nous avons relevé le taux de recouvrement de

toutes les espèces présentes, en vue de déterminer leur abondance relative à l'échelle du carré (10\*10 cm) et du quadra (1\*1m). Cet inventaire de la végétation avait également pour objectif de se pencher sur la taxonomie des espèces et les diversité alpha et beta dans la zone la plus froide des éboulis.

Cela a également permis de mettre en œuvre une grille de coordonnées, à partir de laquelle nous avons effectué les calculs d'autocorrélation spatiale (Figure 16). Pour cela, nous avons choisi l'indice I de Moran, couramment utilisé pour analyser les structures spatiales en écologie (Dray, 2011). L'idée ici est de détecter l'étendue de l'autocorrélation spatiale, donc de la dépendance entre les espèces (i.e. la taille des patches) et l'intensité de cette autocorrélation à 3 échelles différentes dans les quadras : (i) sur les deux premières classes de distance, donc sur 0-30 cm seulement ; (ii) à l'échelle des patches lorsqu'ils sont détectables, (iii) à l'échelle de l'ensemble du quadra (1\*1m).

### *3.2.2. Traits fonctionnels des espèces en zone cœur d'éboulis et en zone témoin environnante*

Dans cette expérimentation, nous avons voulu nous intéresser aux relations entre les traits fonctionnels en lien avec l'acquisition des ressources. De telles relations, lorsqu'elles existent, reflètent des compromis qui relèvent de contraintes physiologiques ou morphologiques, comme par exemple le fait que les espèces qui investissent dans une surface foliaire importante, ce qui accroît leur capacité de croissance, ont tendance à limiter leur taux de matière sèche des feuilles, ce qui réduit notamment la longévité des feuilles (Poorter and De Jong, 1999; Shipley and Vu, 2002). Le but ici est de voir si des compromis différents apparaissent entre les formes de vie et les espèces et reflètent plusieurs stratégies possibles pour parvenir à se développer dans l'îlot écologique des éboulis froids dont les conditions abiotiques sont très contraignantes.

Pour cela, nous nous sommes focalisés sur les espèces dominantes dans les éboulis froids, en l'occurrence toutes celles qui ont un taux de recouvrement supérieur ou égal à 60% dans l'un des carrés de 10\*10 cm issus des relevés du chapitre sur la structuration spatiale. Pour toutes ces espèces, nous avons relevés les principaux traits fonctionnels en lien avec l'acquisition des ressources sur 4 sites différents. Le but ici n'était pas, en soit, de comparer des sites différents, mais de réaliser cette étude sur toutes les espèces sélectionnées dont une grande partie, bien que dominantes localement, ne sont

présentes que sur certains sites. C'est la raison pour laquelle nous avons dû faire les relevés sur 4 sites différents pour échantillonner l'ensemble de ces espèces.

Nous avons également évalué la capacité de variabilité intraspécifique des espèces généralistes localement dominantes en zone cœur d'éboulis et dans les forêts environnantes. Pour cela nous avons utilisé des zones témoins dans la forêt proche de chacun de ces 4 sites. Dans ce cadre nous avons systématiquement effectué les relevés de chacune des espèces dans la zone témoin apparentée à la zone cœur d'éboulis où elle était abondante.

---

# CHAPITRE 1 : Humus forms pathways in low-elevation cold scree slopes: Tangel or Mor?

---

Meynier, S., Brun, J.-J., 2018. Humus forms pathways in low-elevation cold scree slopes: Tangel or Mor? *Applied Soil Ecology, HUMUSICA 3 - Reviews, Applications, Tools* 123, 572–580. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.10.017>

## **Authors**

Simon Meynier<sup>1</sup>, Jean-Jacques Brun<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratoire Laboratoire EcoSystèmes et Sociétés En Montagne (LESSEM), Inrae Grenoble,  
2 rue de la Papèterie, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex, France



## *Abstract*

Low-elevation cold scree slopes are characterized by a remarkable abiotic phenomenon: an internal air circulation, the chimney effect, which leads to a strong negative anomaly of temperature in their lower part, potentially resulting in the formation of underlying permafrost lenses at very low altitude (< 1500 m in the Alps). The aim of this study was to better understand humus forms of the five cold screes known in the Isère department (French Alps). We tested two alternative hypotheses: (i) despite an atypical abiotic context, the humus forms of the cold screes are following the two theoretical pathways under colder conditions, leading to Mor humus forms (acidic context) or scarcely known Tangel (calcareous context). (ii) The micro-scale varying vegetation type within the coldest area of the scree may induce some differences in humus profile and soil organic matter. Surprisingly, we did not find any significant vegetation influence either on humus profile or organic matter throughout the OF-OH-A (H) layers. Moreover, among the four pedogenesis we observed, three were unusual (intermediate Tangel/Mor humus in calcareous context, plus peculiar Tangel and Histomor humus), while only one was fully consistent with its usual pathway (Mor humus in acidic context). Our results suggest that the underlying abiotic conditions (bedrock, soil temperature and moisture) of the cold scree slopes outweigh vegetation and atmospheric climate as dominant drivers of the ecosystem functioning. This remarkable context may impact the complex abyssal environment within cold screes, leading to divergences from regular ecological pathways.

**Keywords** : Cold scree slope ; Humus form ; Boreo-arctic environment ; Humus-vegetation interactions ; Tangel ; Mor

# 1. Introduction

Typically localized in the montane forest belt, low elevation cold scree slopes are porous debris accumulation characterized by a strong negative anomaly of ground temperature in their lower part (Delaloye et al., 2003). It leads to the occurrence of boreo-arctic environments, remarkable at such low altitude and/or latitude, thus considered as abyssal ecosystems (Bertinelli et al., 1993; Gude et al., 2003; Körner and Hoch, 2006). Despite their restricted dimensions, cold screes have been known for centuries in the Alps (Gude et al., 2003; Morard et al., 2010) and are now identified among many temperate mountains across the globe (Cassagne et al., 2008; Gorbunov et al., 2004; Harris and Pedersen, 1998; Körner and Hoch, 2006; Niu et al., 2016; Sawada et al., 2003; Tanaka et al., 2006; Zacharda et al., 2007).

The thermal anomaly of cold screes is driven by the chimney effect, a complex internal air circulation able to support permanent ice lenses far below the regular lower limit of permafrost (Kneisel et al., 2015, 2000; Stiegler et al., 2014). As described by Delaloye et al. (2003), chimney effect is due to a strong thermal contrast between the debris accumulation (internal air) and atmosphere (external air), resulting in a gradient of driving pressure governing a seasonally reversible air circulation. Thus, in winter, the warmer internal air is ascending through the upper part of the scree, leading to an aspiration of external cold air in the lower part (ascending air circulation). Inversely, during summer, denser cold air stored previously within the debris accumulation is discharging at the foot of the slope, cooling down the bottom of the scree. This cold airflow generates a diffuse aspiration of warmer external air in the upper zone at the same time (descending air circulation). Overall, the chimney effect leads to the warming of the upper part of the scree in winter, while the bottom area is constantly and strongly undercooled all year long.



*Fig.1 Abyssal area of Pellafol cold scree with occurrence of dwarf trees and a micro scale ecological mosaic composed by lichens (detectable as white patches in the picture), bryophytes and ericaceous shrubs.*

But the entire cold scree slope system – including both biotic and abiotic features – is extremely complex. Ground temperature and moisture, vegetation and humus cover, microtopography, as well as the underlying potential frozen sediments interplay together with physical processes, themselves impacted by different

feedback and self-reinforcements (Kneisel et al., 2015; Stiegler et al., 2014). Hence, intensity of airflow and associated thermal gradients are not fully consistent spatially (Morard et al., 2010). The undercooled bottom of cold scree slopes is thus divided into several areas reflecting the slight differences of ground temperature and moisture, themselves fragmented according to bulk layouts, directly impacting ecological processes at diverse scales.

The different environmental descriptions of low elevation cold scree slopes mostly suggest the same elements, usually found at much higher altitude and/or latitude: a presence of dwarf trees, subalpine and alpine vegetation, as well as thick raw humus with great organic matter accumulation, and a sharp transition with the surrounding fir-beech forest (Bertinelli et al., 1993; Gude et al., 2003; Gobat et al., 2004; Cécillon et al., 2010; Morard, 2011). Within the coldest area, the heterogeneous abiotic conditions result in an ecological mosaic composed by various communities of bryophytes, ericaceous shrubs, and lichens reflecting different colonization stages of vegetation (Bertinelli et al., 1993; Asta et al., 2001; Cécillon, 2009; Schwindt, 2013 – see also Fig. 1). Moreover, cold scree slopes harbor older habitats than neighboring ecosystems, and are shelters for species unable to live outside the specific conditions they provide (Zacharda et al., 2005), especially stenotherm species of lichens, bryophytes, and invertebrates (Bertinelli and Petitcolas, 1992; Gude et al., 2003). Hence, these abyssal ecosystems present a high ecological and conservative value.

However, ecological properties of cold scree slopes have been poorly investigated, unlike their thermal mechanics that have recorded much recent interest (e.g. Delaloye et al., 2003; Sawada et al., 2003; Stiegler et al., 2014; Niu et al., 2016). Knowledge about their soils is mostly lacking or too superficial. While a few studies have been conducted in France and Switzerland, they concerned only one cold scree at a time (Bertinelli et al., 1993; Cassagne et al., 2008; Cécillon et al., 2010; Celi et al., 2010; Freppaz et al., 2008; Kneisel et al., 2015; Zollinger et al., 2013). Although they used different classifications, these surveys suggest that soil processes are varying greatly between the cold screes, resulting in diverse soils and humus forms.

As defined by the recent European classification, humus form is the part of the topsoil that is strongly influenced by organic matter and coincides with the sequence of organic horizons – OL, OF, OH, plus H in semi-terrestrial humus forms – and the underlying organo-mineral A horizons (Zanella et al., 2011). Humus forms are determined according to the various organic and organo-mineral horizon types, thickness, and stacking. They directly depend on intensity and kind of biological activity, since humus layers are shaped by the varying size and proportion of dropping accumulations where pedofauna is sufficiently active (zoogenically transformed material). Otherwise, they are formed by the accumulation of the remains and humic components fragmented by fungi or other non-faunal processes (non-zoogenically transformed material). Humus forms, considered as a crucial interface between lithosphere, vegetation and climate, represent therefore an ecological integrator that synthesizes their climatic, geological and biological conditions of formation (Ponge, 2003; Zanella et al., 2011). In Europe, terrestrial humus forms are known to follow two paths, shifting from Mull in favorable context (temperate climate, neutral conditions) to Moder and then Mor (acid conditions) or Amphi and then Tangel (calcareous conditions) in colder climate (Ponge et al., 2010; Zanella et al., 2009).

According to the humus forms observed in the few cold screes previously studied, we may assume that the two theoretical trends under colder conditions are quite well followed when the soil remains well drained. However, the occurrence of subjacent water saturation, which is still not clearly explained, can cause some humus to evolve towards histofoms as recorded in Swiss cold screes of Creux Du Van (Celi et al., 2010) and Bever Valley (Kneisel et al., 2015). In addition, the complex relationship between atypical abiotic conditions, microscale vegetation mosaic and thick raw humus within the cold screes have been barely explored so far and do not remain fully understood (Schwindt,

2013; Kneisel et al., 2015). Normally, shifts of humus forms within their related pathways are known to be closely connected to the upper vegetation dynamic. Indeed, the topsoil mosaic is linked to stages of vegetation since changes in plant communities affect litter quality input, and thus directly impact specialized soil engineers, which shape humus forms through their activity (Bernier and Ponge, 1994; Cassagne et al., 2004; Kounda-Kiki et al., 2008; Salmon et al., 2008). Litter of bryophyte vegetation is known to present a much slower decomposition rate compared to those of lichens and ericaceous, due to more recalcitrant compounds (Lang et al., 2009). To our knowledge, the impact of the micro-scale varying vegetation type over soil processes among cold scree has been only investigated by Bertinelli et al. (1993). We may then expect different stages of humus development and divergences in soil organic matter within cold scree according to this vegetation mosaic.

The interest devoted to climate change impacts on mountain ecosystems has put forward the question of persistence of little represented high value ecosystems like cold scree. The recent request of the Pole of Biodiversity of the Isère department in the French Alps was an opportunity to study the five cold scree ecosystems known today in this department, with two objectives to address:

- (i) Describing and analyzing the variability of the five cold scree slopes humus and their carbon content.
- (ii) Testing the influence of dominant vegetation among the humus profiles and soil organic matter.

In this context, our prospective study aims, first, to confirm the hypothesis that humus forms are following the two theoretical trends within the cold scree slopes according to Zanella et al. (2009), with the occurrence of Tangel in calcareous scree and Mor humus forms in siliceous scree under well-drained conditions. However, we may expect the formation of semi-terrestrial humus by places in connection with the occurrence of water saturation. In that way, we analyzed the main chemical and morphological characteristics of humus forms we recorded among the scree we explored. Second, we also hypothesize that the various dominating vegetation type within the coldest area of the scree may induce some differences in humus profiles and organic matter in cold scree slopes. For this purpose, we tested whether bryophytes and ericaceous dominating vegetation influenced humus forms and soil organic matter.

## 2. Method & material

### 2.1. Study sites

The five cold scree sites of our study refer to a large panel of environmental conditions and all main mountain ranges of the department are represented with their own climatic and geographical specificities among the five sites (see Table 1): La Plagne (Chartreuse massif), Vallon des Forges (Vercors), 3 Ruisseaux (Belledonne), Pellafol (Dévoluy) and Malentrax (Écrins). We must concede that soil climate measurements with thermal and moisture sensors have not been achievable during the survey. Hence, though we can guarantee that every site is governed by a strong undercooling due to the easily perceptible chimney effect, we could not assess the specific soil climate variability between the cold screes studied here.

Site	Longitude	Latitude	Elevation (m)	Bedrock	Annual rainfall	Summer rainfall	Vegetation level	Mineral Inflow
La Plagne	5.9131	45.4991	1150	Limestone	1800	420	Montane	No
Vallon des Forges	5.6373	45.1582	1650	Limestone	1600	320	Subalpine	No
Pellafol	5.8728	44.7635	1250	Limestone	1100	220	Montane	No
3 Ruisseaux	5.9245	45.1825	1200	Gneiss	1600	380	Montane	No
Malentrax	6.0464	44.8456	1480	Gneiss	1200	280	Montane	Yes

*Table 1. Sites main specificities. Rainfall (mm/y and mm/jja) was estimated from Météo France rainfall maps*

In any event, annual rainfall is much higher in the three northern sites (1600–1800 vs 1100–1200 mm/y), and summer rainfall is significantly lower in Pellafol cold scree. Lithologic background covers a wide range of bedrocks as urgonian limestone in Vallon des Forges and La Plagne sites, senonian limestone in Pellafol, and gneiss in 3 Ruisseaux and Malentrax. All five screes seem stabilized and no recent activity could be identified during our surveying. Malentrax's site is though set under an avalanche path probably able to periodically bring some mineral compounds and causing air blasts. Lastly, we may mention that we observed few peat mosses within 3 Ruisseaux site.

## 2.2. Sampling

In every site, undercooled areas were easily determined in situ thanks to the presence of typical cold scree vegetation, dwarf trees, and noticeable cold air flow between the scree boulders. Due to the lack of precise soil climate measurements, we were not able to identify rigorously the subdivisions of undercooled areas. As a consequence, samples were collected randomly among various parts of the most obvious abyssal environments, and thus presumably within the coldest areas of the screes. That being said, our sampling hinged on two vegetation types (see below), probably depicting different features of the cold screes ecological mosaics.

Because of the very restricted dimension of some of the studied cold scree slopes, we had to adapt our sampling in order to not damage them. In total, 30 humus profiles were prepared such that 6 humus profiles were described at each site during June and July 2015: 2 under pure bryophyte vegetation (*Hylocomium splendens* and *Rhytidiadelphus triquetrus* mainly), 2 under pure ericaceous vegetation (*Vaccinium vitis idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum* and *Arctostaphylos urva-ursi*), and 2 under a mix between ericaceous and bryophytes. In each soil profile, samples were taken within OF, OH, and A layers. The thickness of the total soil profile and of each layer was measured. When a layer was thicker than 20 cm, one sample was taken in the upper part, a second within the lower part, and their values were averaged after being analyzed. In total, 94 samples were collected in the five screes.

## 2.3. Field measurements

Humus types were described using European classification (Zanella et al., 2011). Morphological characteristics were recorded in situ, as well as pH water value, measured with a manual pH meter.

## 2.4. Samples pretreatment and laboratory analysis

All samples were immediately dried at 40 °C during 24 h. They were then sieved at 0.5 mm to prevent coarse organic and mineral compounds to bias the analysis. They were later ground at 0.25

mm. Finally, samples were dried again at 40 °C during 24 h just before analysis to homogenize their water content.

Total C and N content of each sample was measured with a CHNS elementary analyzer (vario MICRO cube model – Elementar).

### *2.5. Mid infrared spectroscopy (MIRS)*

We used Mid Infrared Spectroscopy (MIRS) values in order to assess the discrepancies between humus forms and associated organic matter, according to vegetation type and study sites. From many years, infrared spectroscopy has been used to discriminate chemical classes of organic matter (Artz et al., 2008). As mid infrared bands (number of waves between 4000 and 400  $\text{cm}^{-1}$ ) match with the energy field of molecular vibration, we can consider that each fundamental absorption band represents a molecular signature (e.g. Smith, 1998).

Samples were analyzed with a FT-IR ATR Nicolet iS10 spectrometer (Thermo Scientific), at the Soil laboratory of Irstea-Grenoble. The analyzed spectral band was 4000  $\text{cm}^{-1}$  to 600  $\text{cm}^{-1}$ . Averaged spectrum for each sample (established from 16 successive measurements) has been recorded with 8  $\text{cm}^{-1}$  spectral resolution, resulting in 3475 reflectance values along the spectral band for every sample.

94 reflectance bands were drawn with the primary derivative of raw values. This smoothes the eventual offset that can occur between bands with identical properties. Derivative values were then used in the statistical analysis.

### *2.6. Statistical analysis*

Principal Component Analysis (Pearson (n) method) was performed with derivative reflectance values in each horizon, in order to highlight influence of vegetation and/or site over their spectral properties. All statistical treatments were conducted using Unscrambler (version 10.3) and Xlstat (version 14.07) software.



### 3. Results & discussion

#### *3.1. Humus forms recorded*

Though the development stage of humus forms appears to be heterogeneous within each scree we investigated, we found four different humus forms across the five cold scree slopes: Tangel, Mor, Histomor and an intermediate form between Tangel and Mor (see Figs. 2 and 3).

Firstly, Tangel humus forms were found in two of the calcareous screes we studied (La Plagne and Vallon des Forges). They are characterized by a curious meso-aggregated zoOH horizon lying between the limestone blocks. Ranging from 27 to 38% of carbon content (Fig. 3) it is an organic horizon (C content > 20%; see Zanella et al., 2011), even if set under a thick but regular OH. Aside from its carbon content, this underlying zoOH layer could be categorized as meA regarding the European humus classification but it would not account for its atypical aspect, deeply black with a granular structure, looking like ground coffee (see Fig. A1 in Appendix A). However, OF is mainly zoogenically transformed, as normally recorded in usual Tangel and Amphi (Zanella et al., 2011). They could be regarded as close to Amphi humus, but A horizon should be two times thicker than OH then. Even considering their special meso-aggregated zoOH horizon as a kind of meA, it is not two times thicker than regular upper OH layer in most profiles we observed (Fig. 3). Thus, despite their atypical aspect due to the thick zoOH layer they display, these humus must be categorized as Tangel according to European classification.

In contrast, the humus forms we observed within the third calcareous scree (Pellafol) were very hard to classify. They present a subjacent nozA horizon (C content <15%). Contrary to our observations within other calcareous sites, zoogenic activity (through pellets dejection and associated horizons) was only perceptible via scarce patches within OF, and we did not detect any sign of atypical zoOH horizon. Though, pH values are ranging as well from 5 to 7 in the underlying nozA horizon, probably due to the influence of limestone fragmentation. These humus forms thus present simultaneously some aspect usually found in Tangel (pH > 4,5 in the subjacent horizon) and in Mor (no/barely perceptible zoogenic activity, especially in A and OF). Hence, they cannot be strictly categorized as Tangel nor Mor, and appear to be at an intermediate stage between those pathways.

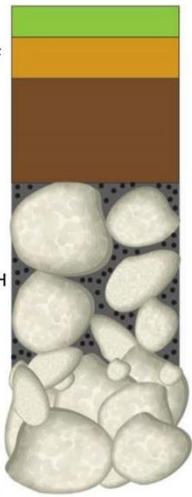
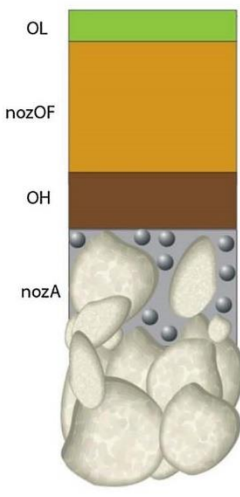
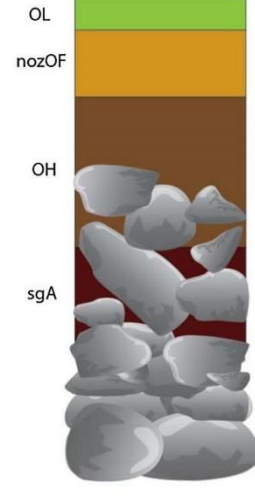
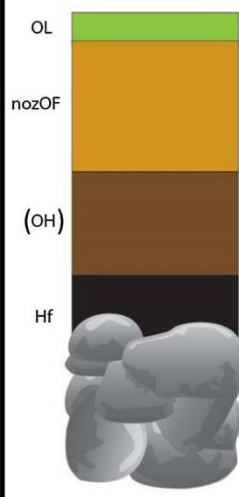
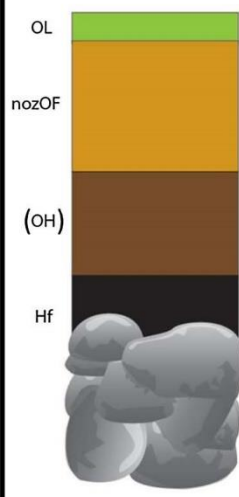
	La Plagne	Vallon des Forges	Pellafol	Malentraz	3 Ruisseaux	
zoOF	X	X	(X)			
nozOF	X	X	X	X	X	X
OH	X	X	X	X	X	(X)
zoOH	X	X				
nozA			X			
sgA				X	X	
Hf						X
Humus form	Tangel	Tangel	Tangel/Mor ?	Mor	Mor	Histomor
Humus profile						
Average and standard dev. of profile thickness	39,1 (15,5)	42,2 (10,2)	42,2 (10,2)	35,1 (3,5)	27,5 (2,9)	
Bedrock	Limestone	Limestone	Limestone	Gneiss	Gneiss	
Regular humus form and aspect	No	No	No	Yes	No	

Fig. 2. Synthesis of humus forms and associated horizons observed in the five study sites. Horizons and humus forms were named according to Zanella et al. (2011). Profile thickness average and standard deviation are expressed in centimeters. Please note that illustrations of humus profiles give an overview of typical humus forms we observed, but do not provide exact dimensions of their horizons.

In contrast, the humus forms we observed within the third calcareous scree (Pellafol) were very hard to classify. They present a subjacent nozA horizon (C content <15%). Contrary to our observations within other calcareous sites, zoogenic activity (through pellets dejection and associated horizons) was only perceptible via scarce patches within OF, and we did not detect any sign of atypical zoOH horizon. Though, pH values are ranging as well from 5 to 7 in the underlying nozA horizon, probably due to the influence of limestone fragmentation. These humus forms thus present simultaneously some aspect usually found in Tangel (pH > 4,5 in the subjacent horizon) and in Mor (no/barely perceptible zoogenic activity, especially in A and OF). Hence, they cannot be strictly categorized as Tangel nor Mor, and appear to be at an intermediate stage between those pathways.

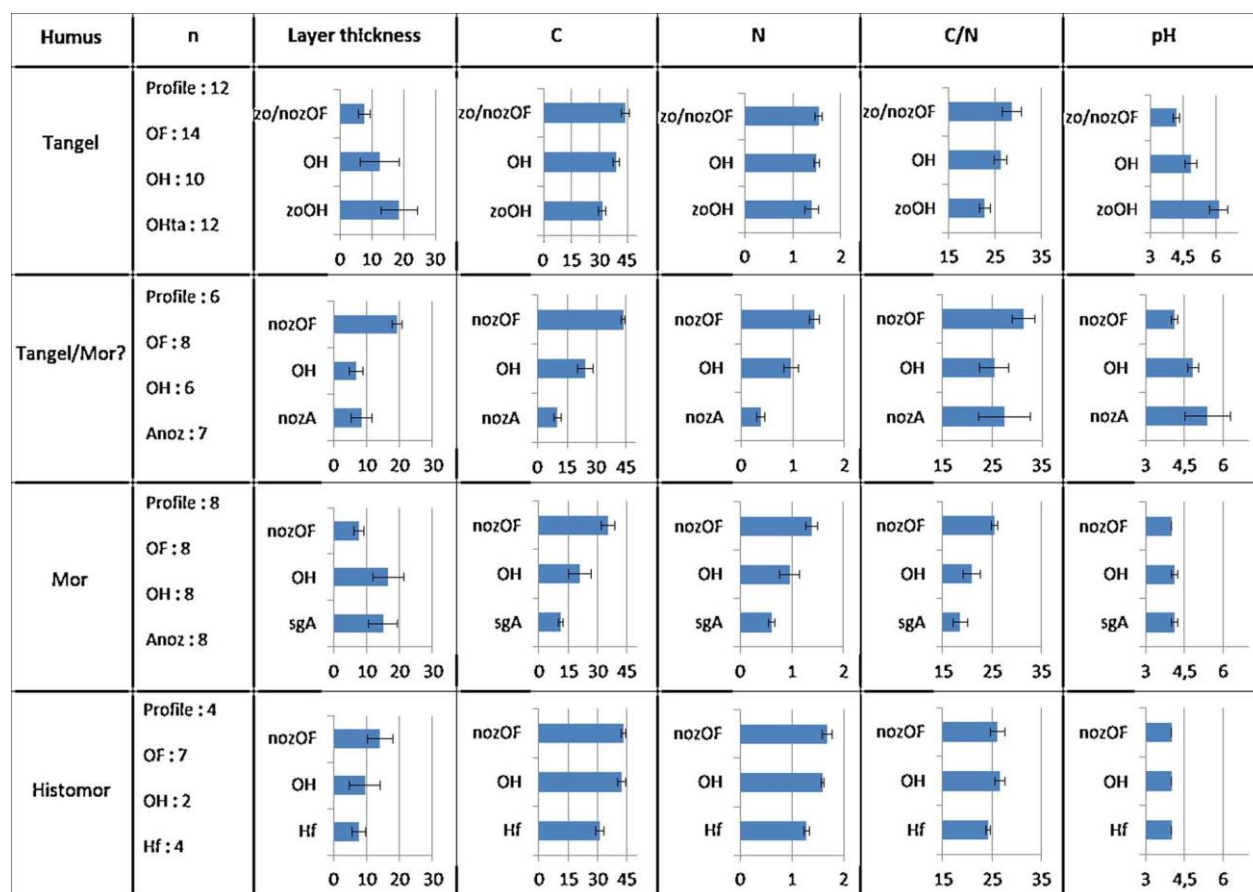


Fig. 3. Layers thickness and chemical characteristics of humus forms we recorded. Blue sticks represent average value, and thin black sticks the standard deviation. Layer thickness is expressed in centimeters. C and N values represent their respective content (%) within the total analyzed samples. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

Furthermore, we observed Mor humus forms within the two siliceous cold scree (Malentraz and 3 Ruisseaux) we studied. OF is relatively thin (Fig. 3) and never zoogenically transformed (Fig. 2), pH is homogeneously acid, and a very thick OH lies upon a typical sgA more or less developed. In both sites, discontinuous and thin greyish patches have been observed at the bottom of sgA and OH, pointing an eluviation process, confirmed by their heterogeneous C content in OH (Fig. 3).

Lastly, Histomor humus have only been observed in four of the six profiles sampled at the 3 Ruisseaux siliceous site. We may mention that Histomor profiles were recorded under every vegetation cover (two under bryophytes, one under mixed, one under ericaceous). They are characterized by a thin coating (< 15 cm) of Hf horizon lying around the coarse blocks, under thick but apparently well drained organic horizons, although OH is not always present. The very sharp transition between Hf and upper OH or OF may indicate that waterlogging is occurring only around the subjacent blocks, while not affecting upper organic layers.

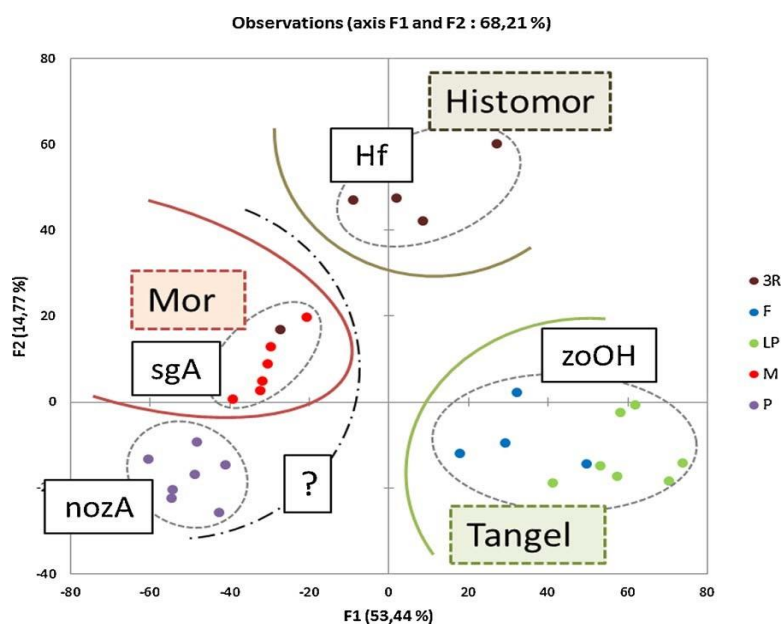


Fig. 4. CPA performed on spectral data of subjacent horizons. 3R = 3 Ruisseaux; F = Vallon des Forges; LP = La Plagne; M = Malentraz; P = Pellafol. NB: MIRS analysis seems to have been skewed during measurement in one sample from Vallon des Forges scree. Moreover, 2 less developed humus profiles (1 Mor in 3 Ruisseaux and 1 Tangel in Vallon des Forges sites) did not display any horizon under OH layer. These 3 humus profiles are not represented here.

Overall, every humus profiles display a thick organic layer (OL and OF, plus OH most of the time) lying upon an organic or organo-mineral horizon resting on and between the blocks (Figs. 2 and 3). Spectral data confirm the clear clustering between the four pedogenesis we observed (Fig. 4). These analyses suggest that nozA (underlying horizon of Tangel/Mor of Pellafol scree) seems much closer to sgA (Mor) than zoOH Tangel. This leads us to believe that, in some ways, these humus forms might be closer to Mor humus forms despite the calcareous context of Pellafol cold scree (see Chapt. 3.3). Furthermore, it is noticeable that, using MIRS data, all these pedogenesis only stand out in the underlying horizons. None any signal was recognizable between OF horizons, and a trend was slightly emerging among OH horizons. All in all, the main obvious differences – at morphological (Fig. 2), chemical (Fig. 3) and spectral (Fig. 4) levels – between humus forms we recorded clearly occur in their subjacent organic or organo-mineral horizon.

### *3.2. Vegetation influence on humus forms and soil organic matter*

We did not register any different humus form within cold screes according to the vegetation type. Chemical analyses do not show significant contrast either (see Fig. 5). However, we must admit that, due to the few samples analyzed, we could not compare suitably the data between vegetation types among one site at a time. We may specify though that none any significant difference could be perceptible while looking at the whole Tangel nor Mor humus profiles.

The CPA applied on every spectral value within respectively OF, OH and A + H horizons did not reflect any vegetation influence on reflectance spectra either. Indeed, CPA values were clearly discriminated according to the sites instead of vegetation (see Fig. 3 in 3.1.), even among OF layers, rejecting our second hypothesis. Based on our observations, vegetation patches within the bottom area of cold screes does not appear to influence the humus forms we recorded. Instead, they look to be directly linked to abiotic context related to each cold scree. These results seem to emphasize the

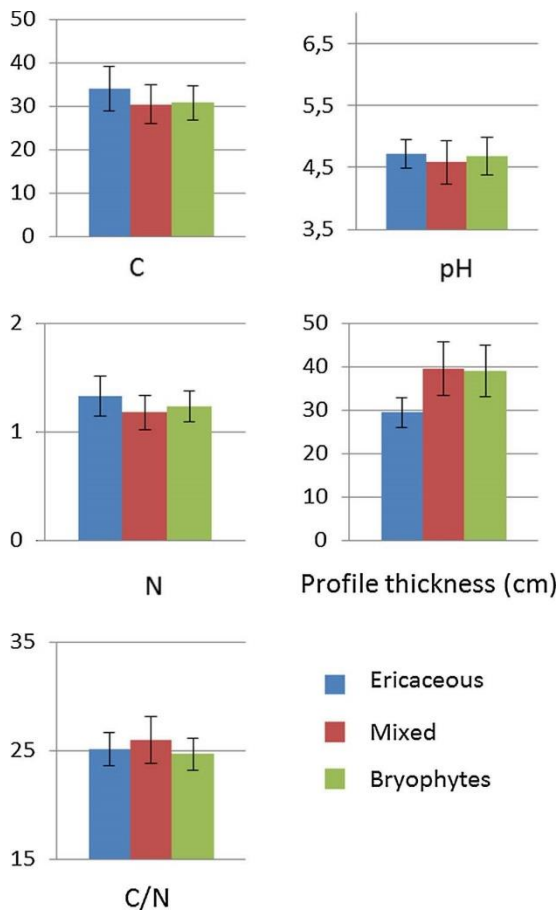


Fig. 5. Average thickness and main chemical characteristics of total humus profile according to vegetation type. Standard deviation is expressed with thin black sticks.

major role of the specific site properties, such as the bedrock and internal thermal conditions, rather than vegetation, on soil and humus processes.

Actually, only total profile thickness was a bit thinner under ericaceous shrubs (Fig. 5). Numerous studies highlighted the lower litter degradability of bryophytes compared to ericaceous shrubs leading to a reduced organic matter accumulation under ericaceous, and thus a lower thickness of the soil profile (e.g. Lang et al., 2009). Such shift is occurring in the northern latitudes where shrubs are expanding toward tundra environment, in connection with climate change, threatening the carbon storage of these ecosystems (Myers-Smith et al., 2011). Previous carbon investigations within cold scree slopes, though not directly concerning vegetation shifts impact, suggested that soil carbon could become more labile with a warmer climate (Celi et al., 2010; Zollinger et al., 2013). However we did not record any significant differences in terms of soil carbon content

between bryophytes and ericaceous. Wider investigations, through a mapping of the whole abyssal area of several sites would help to figure out the impact of soil vegetation over soil carbon dynamics in cold screes.

### 3.3. Humus forms pathways among cold scree slopes

Besides the five sites we studied here, humus forms have been described in three other cold screes to our knowledge (Table 2). Except from Pellafol site, our findings appear generally consistent

with previous descriptions. However, based on the small range of sites explored so far, some ecological processes seem to differ among cold scree slopes influencing the regular pathways usually observed in such cold context, and impacting humus forms and aspects.

Cold scree site	La Plagne	Vallon des Forges	Pellafof	3 Ruisseaux	Malentraz	Combe Obscure	Creux du Van	Bever Valley
Country	France	France	France	France	France	France	Switzerland	Switzerland
Bedrock	Limestone	Limestone	Limestone	Gneiss	Granite	Limestone	Limestone	Granite
Humus form/Soil reported	Tangel	Tangel	Mor	Mor / Histomor	Mor	Tangel	Hydromor	Mor/Fibric Moor/Moder/Rhizic Moder
Humus form according to European classification	Tangel	Tangel	Mor	Mor / Histomor	Mor	Tangel	Hydromor? Histomor?	Mor/Moder/Rhizomoder/ Histomor (?)
Reference	Present study					Bertinelli et al. (1993)	Gobat et al. (2004)	Kneisel et al. (2015)

Table 2 : Synthesis of humus forms recorded within cold scree slopes according to current knowledge.

According to previous investigations, the unusual zoOH horizon we observed in Tangel may be due to limestone block fragmentation and its association with CaCO<sub>3</sub> dissolution, resulting in higher pH (between 5 and 7 in our records – see Fig. 3 in Chapt. 3.1.), where specialized faunal communities, including earthworms, oribatid mites and collembolas seem to be able to survive even under such cold conditions (AFES, 2008; Cassagne et al., 2008). Thus, it is highly probable that the atypical granular structure characterizing this zoOH horizon is shaped by the biological activity through its induced droppings accumulation. We may underline that we observed comparable Tangel humus forms with the same zoOH layer in Combe Obscure cold scree (Luz-La Croix Haute, Drôme department; adjacent to Isère department), as previously described by Bertinelli et al. (1993). This surprising pedogenesis seems thus common in calcareous cold scree slopes.

However, we should emphasize that Tangel humus forms have been very poorly explored so far and their ecological functioning remains largely unknown. Recent researches are consistent with the assumption that Amphi humus forms occur typically in calcareous or nutrient rich contexts (pH ≥ 5) where organo-mineral layer is subject to a seasonally intense activity of epigeic and anecic earthworms, limited the rest of the year by strong frost and/or drought periods (Galvan et al., 2008; Ponge et al., 2014). Tangel humus are supposed to fit with this ecological pathway in well-watered and

colder conditions on hard calcareous rocks, presumably due to an induced weaker biological activity (Ponge et al., 2010). Although biodegradation is assumed to be very slow in Tangel humus (Zanella et al., 2011), the various soil fauna communities they support at least in organic layers (zoOF is mandatory in Tangel as nozOF in Mor), and their likely fluctuating activity, is still barely known. Through a humus pathway perspective, we may assume that following Amphi humus forms, Tangel could display remnants of biological activity, at least in the organic layer (as supported by recent European humus classification), but also within underlying horizons. We could then expect visible fresh pellets of microfauna in OF and OH, and of microfauna plus potentially meso or macrofauna in A. To that extent, the Tangel humus we recorded might be relatively close to the regular ecological pathway under colder calcareous context, despite their apparently unusual meso-aggregated zoOH horizon. This is supported by the observations of Bertinelli et al. (1993), suggesting that peculiar Amphi humus forms displaying such zoOH horizon above organo-mineral layer are present among slightly warmer areas of Combe Obscure cold scree. However, we must stress that further faunal activity measurements in several calcareous cold screes would be necessary to precisely figure out their ecological processes and confirm these first assumptions.

On the other hand, the Tangel/Mor humus we recorded in Pellafol calcareous scree express an ecological pathway where biological activity seems much weaker, as usually observed in Mor humus forms. Indeed, their very thick OF horizon is mostly non-zoogenically transformed, and the thin subjacent A layer does not present any visible sign of zoogical activity. It is consistent with our spectral analyzes, suggesting that, comparatively to the other studied sites, their nozA molecular structure is much closer to the subjacent layer of Mor rather than Tangel (see Fig. 4 in 3.1.). Aside from their higher pH in A horizon, they look thus comparable to peculiar Mor, at least through their ecological processes. However, in the present state of our knowledge, we cannot assure these humus are not following the Amphi humus pathway, deviating under potentially peculiar abiotic context of Pellafol cold scree for some undetermined reason.

In any event, the occurrence of these atypical humus forms only in Pellafol scree remains surprising. Lower summer rainfall or specific Senonian limestone bedrock in Pellafol might be part of the explanation. But this assumption would be inconsistent with the Tangel found in the nearby site of Combe Obscure, in a similar lithologic and climatic context. Despite great remaining uncertainties, we may assume that, within Pellafol cold scree, differences in the ventilation system and associated



subjacent frozen sediments (presence or absence of ice lenses contrary to other calcareous sites), could be at the origin of the occurrence of this specific intermediate stage between Tangel and Mor (Fig. 6). We may reasonably think that the presence or absence of underlying ice would influence soil temperature, moisture, and/or their fluctuation during the year as well as freezing cycles, impacting the specific soil fauna communities shaping the meso-aggregated zoOH horizon in other calcareous sites. Recent investigations are in line with these assumptions, suggesting indeed that underlying frozen sediments can have significant effects on humus forms and vegetation in cold scree slopes (Kneisel et al., 2015). The whole site of Pellafol has been recently fitted with 60 thermo-hygrological sensors to survey its ventilation system, and electric conductivity mapping should follow soon. Incoming data may support this hypothesis.

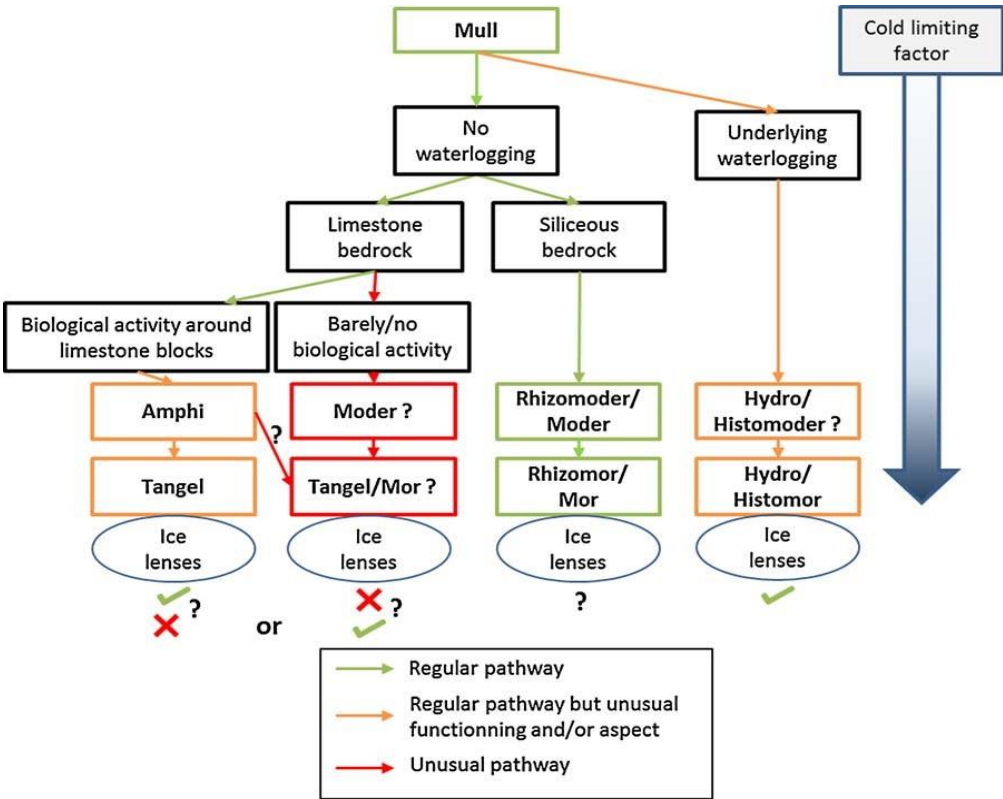


Fig. 6. Synthesized scheme of current assumptions about humus pathways within cold scree slopes, based on our results and previous investigations (among others Bertinelli et al., 1993; Celi et al., 2010; Gobat et al., 2004; Freppaz et al., 2008; Kneisel et al., 2015; Zanella et al., 2009, 2011). Question marks underscore the main remaining uncertainties.

On another note, the sporadic Histomor humus we observed in the 3 Ruisseaux siliceous scree looked atypical as well. While Histomor are known to display only histic and waterlogged horizons

(Zanella et al., 2011), the occurrence of thin Hf layer under such well-drained OH and/ or OF may appear surprising. As a whole, these Histomor seem to be at an intermediate stage between semi-terrestrial and terrestrial humus form. As for the occurrence of curious humus forms in the calcareous scree of Pellafol, we can wonder why such histic horizon appears sporadically only on this site. In previous investigations within Bever Valley cold scree, Kneisel et al. (2015) proposed that the occurrence of such histic humus could be used as a first indicator of permafrost lenses at low altitude cold screes. Histomor and/or Hydromor humus forms have been also reported in the Creux Du Van cold scree, where the occurrence of perennial ice lenses has been attested (Delaloye et al., 2003). It has also been suggested that a higher moisture within the soil profiles in Creux Du Van site could be partly due to water condensation coming from cooled air circulating through the underlying ice lens (Freppaz et al., 2008). The presence of permafrost lenses in 3 Ruisseaux site, at least sporadically, is thus highly probable. However, electrical resistivity surveys would be required in the five cold screes we studied to ascertain whether they host, or not, permafrost lenses, and their potential link with this water saturation only on this site. In any case, it is probably not the only reason explaining the formation of such humus form in 3 Ruisseaux scree since terrestrial humus forms (Mor, Moder and Rhizomoder) have been observed too upon permafrost lenses in the Bever Valley site (Kneisel et al., 2015).

Lastly, Mor humus covering all or part of the abyssal area of siliceous screes seem more usual. Eluviation process is visible (see 3.1.), as commonly reported in acid subalpine or boreal topsoils (e.g. Bednorz et al., 2000). However, large voids between the blocks probably prevent subjacent illuviation and the formation of a podzolic horizon. Hence, percolation may transport the inert organic matter deeper down the scree. These humus forms appear to follow the classical trend under cold acid conditions (Ponge et al., 2010; Zanella et al., 2009).

We may add that we did not find any intermediate stage (Moder, Amphi or Hydromoder) of humus dynamic pathways in our prospecting. Yet, in their investigations, Bertinelli et al. (1993) suggested that the plant-soil linkage within Combe Obscure site follows the stages of colonization from the cold scree center toward adjacent fir-beech forest. They reported a succession from Mull in surrounding warmer environment toward Amphi and then Tangel humus in core abyssal area, in connection with various vegetation stages. Similarly, survey from Kneisel et al. (2015) implies that two pathways are occurring in the Bever Valley cold scree, with an intermediate Moder stage even upon

permafrost lenses. The lack of this intermediate stage in our observations might be justified by our sampling, exclusively applied within the most obvious abyssal areas. We were thus probably unable to take into account the ecological mosaic covering abyssal part of cold screes as described by Bertinelli et al. (1993). Moreover, two sites we studied – 3 Ruisseaux and Vallon des Forges – were very small (about 15–20 m in diameter), and did not display such ecological mosaic at first sight. The varying vegetation type covering humus profile we studied at very small scale could be linked with microtopography and bulks layout (Cécillon, 2009) instead of colonization stages related to broader biotic and abiotic processes. It might also explain why we did not record any significant vegetation influence upon humus forms nor soil organic matter, except profile thickness.

## 4. Conclusion

Based on our results, we can state that the cold screes of the Isère department are characterized by one intermediate and three major humus forms described in the European classification (Zanella et al., 2011) expressing four pedogenesis. Surprisingly, only one humus form seems usual (Mor), while three differ from the regular pathways known under colder conditions through their curious aspect and/or assumed ecological processes (Tangel, Histomor and intermediate Tangel/Mor). Furthermore, ericaceous shrub or bryophyte vegetation did not have any recognizable influence on humus forms or even soil organic matter through the OF-OH-A (H) sequence. In addition, we did not observe any underlying humus or soil organic matter mosaic linked with the microscale vegetation mosaic, and only the total profile thickness seemed lower under ericaceous vegetation.

Although deeper investigations are needed to confirm our observations, we suggest that, in addition to their lithological background, the unusual abiotic conditions among cold scree slopes, due to their direct impact over soil temperature and moisture, are the main drivers of humus functioning. These abiotic features outweigh vegetation and atmospheric climate, leading to deviations from regular humus forms and ecological pathways. Our findings emphasize that, as a result of their remarkable ecological processes, cold scree slopes should be considered as high-priority sites conservation.

### *Acknowledgments*

This research was supported by the Pole of biodiversity of the French Isère Département. We would like to thank Sébastien De Danielli for his help during laboratory analysis and Björn Reineking for his helpful English review and comments. In addition, we acknowledge two anonymous reviewers and Augusto Zanella for their very helpful comments and advices.

## Appendix



*Fig. A1. A picture of zoOH horizon in Vallon des Forges cold scree.*

## References

- AFES, 2008. Référentiel pédologique 2008. Editions Quae.
- Artz, R.R.E., Chapman, S.J., Jean Robertson, A.H., Potts, J.M., Laggoun-Défarge, F., Gogo, S., Comont, L., Disnar, J.-R., Francez, A.-J., 2008. FTIR spectroscopy can be used as a screening tool for organic matter quality in regenerating cutover peatlands. *Soil Biol. Biochem.* 40, 515–527. <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.019>.
- Asta, J., Orry, F., Toutain, F., Souchier, B., Villemin, G., 2001. Micromorphological and ultrastructural investigations of the lichen–soil interface. *Soil Biol. Biochem.* 33, 323–337. [http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00143-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00143-7).
- Bednorz, F., Reichstein, M., Broll, G., Holtmeier, F.-K., Urfer, W., 2000. Humus forms in the forest-alpine tundra ecotone at stillberg (Dischmatal, Switzerland): spatial heterogeneity and classification. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 32, 21. <http://dx.doi.org/10.2307/1552406>.
- Bernier, N., Ponge, J.F., 1994. Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biol. Biochem.* 26, 183–220. [http://dx.doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)90161-9](http://dx.doi.org/10.1016/0038-0717(94)90161-9).
- Bertinelli, F., Petitcolas, V., 1992. Etude du site de Combe Obscure (Drôme). Proposition de mesures de protection (arrêté de biotope). Conseil général de la Drôme & Université Joseph Fourier Grenoble.
- Bertinelli, F., Petitcolas, V., Asta, J., Richard, L., Souchier, B., 1993. Relations dynamiques entre la végétation et le sol sur éboulis froid dans les Alpes françaises méridionales. *Rev. D'Ecologie Alp.* 2, 93–104.
- Cécillon, L., de Mello, N.A., De Danieli, S., Brun, J.-J., 2010. Soil macroaggregate dynamics in a mountain spatial climate gradient. *Biogeochemistry* 97, 31–43.
- Cécillon, L., 2009. Quels indicateurs pour évaluer la qualité de sols forestiers soumis à des contraintes environnementales fortes ? (Thèse de doctorat). Université Joseph Fourier, Grenoble.
- Cassagne, N., Bal-Serin, M.-C., Gers, C., Gauquelin, T., 2004. Changes in humus properties and collembolan communities following the replanting of beech forests with spruce. *Pedobiologia* 48, 267–276. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.01.004>.
- Cassagne, N., Spiegelberger, T., Cécillon, L., Juvy, B., Brun, J.-J., 2008. The impact of soil temperature increase on organic matter and faunal properties in a frozen calcareous scree in the French Alps. *Geoderma* 146, 239–247. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.05.028>.
- Celi, L., Rosso, F., Freppaz, M., Agnelli, A., Zanini, E., 2010. Soil organic matter characteristics in sporadic permafrost-affected environment (Creux du van, Switzerland). *Arct. Antarct. Alp. Res.* 42, 1–8. <http://dx.doi.org/10.1657/19384246-42.1.1>.
- Delaloye, R., Reynard, E., Lambiel, C., Marescot, L., Monnet, R., 2003. Thermal anomaly in a cold scree slope (Creux du Van, Switzerland). In: Phillips, M., Springman, S.M., Arenson, L.U. (Eds.), *Proceedings of the 8th International Conference on Permafrost*. Presented at the 8th International Conference on Permafrost. A a Balkema Publishers, Zürich, pp. 175–180.

- Freppaz, M., Celi, L., Rosso, F., Stöckli, V., Phillips, M., Zanini, E., 2008. Cold site located below the limit of discontinuous alpine permafrost: plant characteristics and soil nutrient dynamics during the winter season. *Soil Ecology Research Developments* 197–216 (Tian-Xiao Liu).
- Galvan, P., Ponge, J.-F., Chersich, S., Zanella, A., 2008. Humus components and soil biogenic structures in Norway spruce ecosystems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 72, 548–557.
- Gobat, J.-M., Aragno, M., Matthey, W., 2004. *The Living Soil: Fundamentals of Soil Science and Soil Biology*. Science Publishers.
- Gorbunov, A.P., Marchenko, S.S., Seversky, E.V., 2004. The thermal environment of blocky materials in the mountains of Central Asia. *Permafrost Periglacial Process.* 15, 95–98. <http://dx.doi.org/10.1002/ppp.478>.
- Gude, M., Dietrich, S., Mausbacher, R., Hauck, C., Molenda, R., Ruzicka, V., Zacharda, M., 2003. Probable occurrence of sporadic permafrost in non-alpine scree slopes. In: Europe, Central, Phillips, M., Springman, S.M., Arenson, L.U. (Eds.), *Proceedings 8th International Conference on Permafrost*. Presented at the 8th International Conference on Permafrost. A Balkema Publishers, Zürich, pp. 331–336.
- Harris, S.A., Pedersen, D.E., 1998. Thermal regimes beneath coarse blocky materials. *Permafrost Periglacial Process.* 9, 107–120.
- Körner, C., Hoch, G., 2006. A test of treeline theory on a montane permafrost island. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 38, 113–119.
- Kneisel, C., Hauck, C., Mühl, D.V., 2000. Permafrost below the timberline confirmed and characterized by geoelectrical resistivity measurements, Bever Valley, Eastern Swiss Alps. *Permafrost Periglacial Process.* 11, 295–304.
- Kneisel, C., Emmert, A., Polich, P., Zollinger, B., Egli, M., 2015. Soil geomorphology and frozen ground conditions at a subalpine talus slope having permafrost in the eastern Swiss Alps. *CATENA* 133, 107–118. <http://dx.doi.org/10.1016/j.catena.2015.05.005>.
- Kounda-Kiki, C., Ponge, J.-F., Mora, P., Sarthou, C., 2008. Humus profiles and successional development in a rock savanna (Nouragues inselberg, French Guiana): a micromorphological approach infers fire as a disturbance event. *Pedobiologia* 52, 85–95. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2008.04.002>.
- Lang, S.I., Cornelissen, J.H.C., Klahn, T., van Logtestijn, R.S.P., Broekman, R., Schweikert, W., Aerts, R., 2009. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *J. Ecol.* 97, 886–900. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x>.
- Morard, S., Delaloye, R., Lambiel, C., 2010. Pluriannual thermal behavior of low elevation cold talus slopes in western Switzerland. *Geogr. Helvetica* 65, 124–134. <http://dx.doi.org/10.5194/gh-65-124-2010>.
- Morard, S., 2011. Effets de la circulation d'air par effet de cheminée dans l'évolution du régime thermique des éboulis froids de basse et moyenne altitude (Thèse de docteur). Université de Fribourg.

- Myers-Smith, I.H., Forbes, B.C., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K.D., Macias-Fauria, M., Sass-Klaassen, U., Levesque, E., Boudreau, S., Ropars, P., Hermanutz, L., Trant, A., Collier, L.S., Weijers, S., Rozema, J., Rayback, S.A., Schmidt, N.M., Schaepman-Strub, G., Wipf, S., Rixen, C., Menard, C.B., Venn, S., Goetz, S., Andreu-Hayles, L., Elmendorf, S., Ravolainen, V., Welker, J., Grogan, P., Epstein, H.E., Hik, D.S., 2011. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environ. Res. Lett.* 6, 045509. <http://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045509>.
- Niu, F., Cheng, G., Niu, Y., Zhang, M., Luo, J., Lin, Z., 2016. A naturally-occurring cold earth spot in Northern China. *Sci. Rep.* 6, 34184. <http://dx.doi.org/10.1038/srep34184>.
- Ponge, J.-F., Zanella, A., Sartori, G., Jabiol, B., 2010. Terrestrial Humus Forms: Ecological Relevance and Classification.
- Ponge, J.-F., Sartori, G., Garlato, A., Ungaro, F., Zanella, A., Jabiol, B., Obber, S., 2014. The impact of parent material, climate, soil type and vegetation on Venetian forest humus forms: a direct gradient approach. *Geoderma* 226, 290–299. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.02.022>.
- Ponge, J.-F., 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biol. Biochem.* 35, 935–945. [http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00149-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00149-4).
- Salmon, S., Artuso, N., Frizzera, L., Zampedri, R., 2008. Relationships between soil fauna communities and humus forms: response to forest dynamics and solar radiation. *Soil Biol. Biochem.* 40, 1707–1715. <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.02.007>.
- Sawada, Y., Ishikawa, M., Ono, Y., 2003. Thermal regime of sporadic permafrost in a block slope on Mt. Nishi-Nupukaushinupuri, Hokkaido Island, Northern Japan. *Geomorphology* 52, 121–130. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-555X\(02\)00252-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-555X(02)00252-0).
- Schwindt, D., 2013. Permafrost in ventilated talus slopes below the timberline. A multimethodological study on the ground thermal regime and its impact on the temporal variability and spatial heterogeneity of permafrost at three sites in the Swiss Alps. (Dissertation zur Erlangung des naturwissenschaftlichen Doktorgrades). Bayerischen Julius -Maximilians -Universität Würzburg, Würzburg.
- Smith, B.C., 1998. *Infrared Spectral Interpretation: A Systematic Approach*. CRC Press.
- Stiegler, C., Rode, M., Sass, O., Otto, J.-C., 2014. An undercooled scree slope detected by geophysical investigations in sporadic permafrost below 1000 m ASL, central Austria: evidence of sporadic permafrost below 1000 M ASL in central Austria. *Permafr.Periglac. Process.* 25, 194–207. <http://dx.doi.org/10.1002/ppp.1813>.
- Tanaka, H.L., Nohara, D., Byun, H.-R., 2006. Numerical simulation of wind hole circulation at ice valley in Korea using a simple 2D model. *J. Meteorol. Soc. Jpn. Ser. II* 84, 1073–1084. <http://dx.doi.org/10.2151/jmsj.84.1073>.
- Zacharda, M., Gude, M., Kraus, S., Hauck, C., Molenda, R., Růžička, V., 2005. The relict mite rhagidia gelida (Acari, rhagidiidae) as a biological cryoindicator of periglacial microclimate in European Highland screes. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 37, 402–408.



- Zacharda, M., Gude, M., Růžička, V., 2007. Thermal regime of three low elevation scree slopes in central Europe. *Permafrost. Periglacial Processes*. 18 (18), 301–308. <http://dx.doi.org/10.1002/ppp.598>.
- Zanella, A., Jabiol, B., Ponge, J.-F., Sartori, G., Waal, R.D., Delft, B.V., Graefe, U., Cools, N., Katzensteiner, K., Hager, H., Englisch, M., Brêthes, A., 2009. Toward a European humus forms reference base. *Studi Trentini Sci. Nat.* 85, 145–151.
- Zanella, A., Jabiol, B., Ponge, J.-F., Sartori, G., De Waal, R., Van Delft, B., Graefe, U., Cools, N., Katzensteiner, K., Hager, H., Englisch, M., Brêthes, A., Broll, G., Gobat, J.M., Brun, J.-J., Milbert, G., Kolb, E., Wolf, U., Frizzera, L., Galvan, P., Kölli, R., Baritz, R., Kemmers, R., Vacca, A., Serra, G., Banas, D., Garlato, A., Chersich, S., Klimo, E., Langohr, R., 2011. European Humus Forms Reference Base.
- Zollinger, B., Alewell, C., Kneisel, C., Meusburger, K., Gärtner, H., Brandová, D., Ivy-Ochs, S., Schmidt, M.W.I., Egli, M., 2013. Effect of permafrost on the formation of soil organic carbon pools and their physical–chemical properties in the Eastern Swiss Alps. *CATENA* 110, 70–85. <http://dx.doi.org/10.1016/j.catena.2013.06.010>.

---

# CHAPITRE 2 : Spatial patterns of cold scree communities reveal changes in spatial strategy of growth forms depending on their abundance

---

Meynier, S., Brun, J.J. & Loucougaray, G. (in prep) Spatial patterns of cold scree communities reveal changes in spatial strategy of growth forms depending on their abundance

## **Authors**

Meynier, S.<sup>1</sup>, Brun, J.-J.<sup>2</sup> & Loucougaray, G.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Univ Grenoble Alpes, Inst Urban Planning & Alpine Geog, Grenoble, France

<sup>2</sup> LESSEM, INRAE, University Grenoble Alpes, Saint-Martin-d'Hères, France

# 1. Introduction

Cold scree slopes are peculiar habitats resulting from a strong overcooling at their bottom area creating islets of azonal ecosystems usually found higher in altitude or latitude (Delaloye et al., 2003). Their overcooling is due to a complex internal air circulation, called the *chimney effect* (for a detailed description see Delaloye et al., 2003). Such overcooled habitats originating from air circulation have been identified among various mountain areas in the northern hemisphere (e.g. Gorbunov et al., 2004; Nekola, 1999; Niu et al., 2016; Shimokawabe et al., 2015; Tanaka et al., 2000) including many regions in Europe (Uxa et al., 2019). In the Alps they typically occur in the montane and subalpine forest belts, between approximately 1000 m and 1800 m asl (Uxa et al., 2019), and can even host perennial lenses of permafrost far below its usual range of altitude (Kneisel et al., 2000). Although until now they have been poorly investigated, these habitats may be widespread when the required topographic and climatic conditions are met (see Nekola, 1999; Shimokawabe et al., 2015). Thus, it is very likely that a multitude of cold scree slopes and related ecosystems are still unrecognized in many mountain massifs all over the world due to their restricted dimension, usually a few hundred square meters, and their limited fame.

Such geomorphological features maintaining cold air pooling and temperature inversions are expected to be suitable environments to provide microrefugia in a warmer Alpine massif at large scales (Gentili et al., 2015). Indeed, cold scree slopes already host many species unable to live outside the overcooled environments they provide, especially stenotherm species of lichens, bryophytes and invertebrates (Gude et al., 2003; Nekola, 1999b; Růžička et al., 2012). It has even been suggested that they might host isolated populations of cold-adapted organisms since the last glacial period (Zacharda et al., 2005), or differing genetic population of the shrub *Vaccinium vitis-idaea* compared to surrounding alpine sites in Japan (Shimokawabe et al., 2016). Růžička et al. (2015) argued that some cold scree slopes may resist to an atmospheric warming of about 3°C. However, since their persistence is mainly led by cold refilling in winter (Morard et al., 2010), their ability to subsist in the face of climate warming is uncertain. But as similar ventilated overcooling processes can be found at much higher elevation (see for example Kenner et al., 2017), novel islets of azonal environments resulting from development of new cold scree slopes could occur along with the upward shift of mountainous ecosystems in the future. They could then become valuable microrefugia for many cold adapted species, unable to find a favorable environment in a warmer climate.

So far, only few studies have dealt with the composition of vascular plant and bryolichenic communities found in the overcooled areas of cold scree slopes. Bryophytes and dwarf shrubs species (mainly from the Ericaceae family) were reported to be frequent and most of the time dominant (Gobat et al., 2010; Růžička et al., 2012; Schwindt, 2013), but terricolous lichens can also be frequent and sometimes abundant (Asta et al., 2001) while only a few sites remain mostly bare (e.g. Zacharda et al., 2007). At a small scale, the composition of the aboveground communities can be quite spatially heterogeneous due to the spatial heterogeneity of local environmental conditions found in these habitats. Indeed, cold scree slopes host a mosaic of microhabitats primarily linked to the overcooling heterogeneity and the microtopography induced by scree boulders (Bertinelli et al., 1993). In the end, they synthesize many characteristics similar to most northern-type ecosystems, especially in terms of growth form abundance and coexistence (Berdugo et al., 2018; Turetsky et al., 2012), as well as soil temperature and high moisture content (Körner and Hoch, 2006), but with very small scale variations forming different microhabitats. Such heterogeneity in species composition can also be explained by the presence of species originating from the surrounding forest, especially those exhibiting broad ecological amplitude, coexisting with the azonal species adapted to cooler conditions. Among them, moss species such as *Pleurozium schreberi* and *Hylocomium splendens*, or the ericaceous shrubs *Vaccinium vitis-idaea* and *V. myrtillus*, are widespread from temperate to boreal forests. Hence, cold scree slopes provide singular circumstances, where species belonging to different growth forms and accustomed to various temperature conditions coexist at a very small scale. Observed or expected changes in the structure and composition of related northern plant communities have already been largely noticed such as an overall poleward shifts of more temperate communities (Chen et al., 2011) and the widespread redistribution of growth forms (Pearson et al., 2013). However, many questions and uncertainties remain about the long-term future of northern ecosystems in a warmer climate, either at large scale (Myers-Smith et al., 2020) or at the community level where various responses are observed (Walther, 2010). Atypical habitats provided by cold scree slopes may represent a relevant biological model to study the structure of mixed communities including bryophytes, lichens, shrubs and herbaceous species in the context of global warming.

In this paper, we focus on the spatial structure of mixed plant and bryolichenic communities in cold scree slopes. Spatial patterns can be a valuable surrogate to study many ecological processes (McIntire and Fajardo, 2009) and have long been recognized as crucial components of plant community assemblage, functioning and dynamics (e.g. Herben and Hara, 2003; Legendre and Fortin, 1989; Tilman and Kareiva, 1997; Watt, 1947). They can be considered as a relevant proxy reflecting the intensity of

biotic interactions (such as intra- or interspecific competition or facilitation) as well as spatial colonization strategies of organisms and thus a strong determinant of species coexistence (Berdugo et al., 2019; Bolker et al., 2003; Pacala and Levin, 1997; Rajala et al., 2019). On the other hand, spatial patterns can also significantly influence ecosystem functions and nutrient cycles (Ettema and Wardle, 2002; Maestre et al., 2005; Turnbull et al., 2007). An essential feature of spatial pattern that drives within community species assemblage, coexistence and influence local community processes is intra- and inter-specific spatial aggregation (Herben and Hara, 2003). Bryophytes and dwarf shrubs are known to display abundant clonal reproduction in northern ecosystems, as well as positive interactions (Turetsky et al., 2012; Wipf et al., 2006). Such clonal reproduction (e.g. Benot et al., 2013), facilitative interactions (Alados et al., 2017; Cerfonteyn et al., 2011), along with heterogeneity of soil resources or microtopography (Herben and Hara, 2003), are each well-known to favor spatial aggregation and thus emergence of spatial patterns within communities. Moreover, fine scale dispersal through thallus fragmentation can be substantial for terricolous lichens (Heinken, 1999), which tend to form structured clusters (Maestre, 2003; Tilk et al., 2018). In cold scree slopes communities, such spatial patterns formed of distinct patches, have already been noticed but only through visual assessment (Asta et al., 2001; Bertinelli et al., 1993; Cassagne et al., 2008). Two components of spatial patterns can be harnessed to elucidate the species spatial strategies: the extent and the intensity of spatial dependence. The extent of spatial dependence, i.e. patch size (Legendre and Fortin, 1989), is linked to the species distance of spreading, whether it is clonal (eg via rhizomes, stolons or fragmentation) or through sexual propagules (Herben et al., 1995). On the other hand, the intensity of spatial dependence reflects the contrast between patches, and therefore the degree of intra-specific aggregation of species (Purves and Law, 2002).

Clonal population dynamics, assumed to prevail among mosses and shrubs occurring in cold scree slopes, are commonly analyzed according to the “*phalanx*” and “*guerilla*” strategies introduced by Doust (1981), which are mainly determined by their clonal dispersal ability (Benot et al., 2013). Low clonal dispersal ability characterizes the “*phalanx*” strategy, resulting in a front of aggregated ramets amplifying local occupation of space. A clonal plant with “*phalanx*” strategy is thus assumed to show a strong spatial dependency through high intra-specific aggregation, and smaller patch size due to their limited distance of spreading. In contrast, the “*guerilla*” strategy results from high clonal dispersal ability by producing widely spaced ramets, in order to creep in the surrounding vegetation. Such species is then assumed to present a weak or even absent spatial dependence (i.e. ramification randomized in space), but greater patch size thanks to their high distance of spreading. However, non-

clonal species also occur in cold scree slopes. Even when sexual reproduction is predominant, a small-scale strong intraspecific aggregation usually benefits to weakly competitive species by reducing competitive exclusion (Turnbull et al., 2007). We can thus expect weaker competitors like lichens (Odland et al., 2018) to present strong intra-specific aggregation, and thus high intensity of spatial dependence.

However, taxonomic composition can greatly vary among cold scree slopes even at a short distance (Schoeneich et al., 2017; Wakui et al., 2017). Moreover, to our knowledge, no extensive study addressing plant communities among a variety of cold scree slopes has been previously conducted. Therefore, differences in the spatial structure of plant and bryolichenic communities in cold scree slopes are very likely to occur. Such variability between cold scree sites may be triggered by different abiotic contexts and/or taxonomic composition. Our study, based on seven different cold scree slopes, encompasses differences in environmental conditions (bedrock, altitude, exposition) and in taxonomical composition, most species being only present at a few sites. Consequently, to explore general rules in spatial patterning of these communities we focused our approach on using growth forms (bryophytes, lichens, shrubs, and herbaceous species) to quantify spatial patterns characteristics. Such use of growth forms to detect and quantify spatial patterns has already been proved efficient for plant communities (e.g. Deléglise et al., 2011a).

Overall, we assume that spatial patterning is a key process to understand the assembly of cold screes plant communities, where species with broad ecological amplitude and azonal species adapted to cooler conditions coexist, and can provide valuable information on the potential dynamics of such habitats in response to climate change.

We then addressed the following questions: (1) What is the spatial variability of species composition within and between cold scree slopes? (2) Do growth forms (lichens, bryophytes, herbaceous vascular plants and shrubs) exhibit different spatial patterns? (3) Do spatial patterns of growth forms remain consistent across cold screes with contrasted environmental conditions? (4) Are the spatial occupation strategies of growth forms stable or dependent on variations in abundance?

## 2. Methods

## 2.1. Study Sites

We conducted our study in seven cold scree slopes of the French Alps with various environmental contexts (see Table 1). The cold scree slopes were located in five different mountain massifs representing different bedrocks. All sites were located within the mountain forest belt, between 1200 and 1500 m asl. We recorded ground soil temperature at all sites except one using a data-logger (*Thermo-hygro bouton*, Progresplus) in a cold air output at approximately 20 cm depth. Readings of data loggers were set at intervals of two hours, with an accuracy of  $\pm 0.1^\circ\text{C}$ . These measurements based on a unique data-logger per site during differing years were meant to confirm the presence of overcooling on the studied sites.

Site	Combe obscure	Pellafol	La Plagne	Trois Ruisseaux	Malentrax	La Croix 1	La Croix 3
Latitude	44,6825	44,7635	45,4991	45,1825	44,8456	45,3957	45,3971
Longitude	5,7839	5,8728	5,9131	5,9245	6,0464	6,7066	6,7034
Mountain Massif	Devoluy	Devoluy	Chartreuse	Belledonne	Ecrins	Vanoise	Vanoise
Altitude (m a.s.l.)	1500	1250	1200	1220	1470	1400	1450
Bedrock	Bioclastic limestone	Senonian limestone	Urgonian limestone	Gneiss	Granite	Quartzite	Quartzite
Main surrounding forest species	Spruce Fir Beech	Spruce Fir	Fir Beech	Spruce	Spruce	Spruce	Spruce
Exposition	N	N	NO	NO	O	NE	N
Mean summer temperature ( $^\circ\text{C}$ )	-	1,47 (2016)	2,00 (2015)	5,58 (2018)	1,66 (2016)	2,04 (2018)	3,39 (2018)

Table 1: Localization and main features of the seven studied cold scree slopes. Latitude and longitude are given with geographical coordinates in decimal degrees. Mean summer temperature corresponds to the mean ground soil temperature recorded from the 1<sup>st</sup> of June to the 31<sup>st</sup> of August of the year mentioned in brackets

## 2.2. Field survey

In each of the seven cold scree slopes, four 1 m  $\times$  1 m quadrats were randomly set in the coldest area (total n = 28 quadrats). In order to study vegetation spatial patterns at fine scale, quadrats were

divided into 100 contiguous cells (10 cm × 10 cm; n per site = 400; total n = 2800) each cell being associated with spatial coordinates (X; Y) in the grid formed within each quadrat.

For each cell, we recorded abundance of all occurring species by visual estimation of the ground cover. As some species may overlap others (e.g. an ericaceous shrub above a ground layer of mosses), total plant cover could sometimes exceed 100%. Hence, we used relative abundance for further analysis. Vascular plants and bryophytes (excepted for *Sphagnum* genus) were identified at the species level, while lichens were identified at the genus level. We conducted all the surveys during the months of July and August 2017.

### 2.3. Data analysis

#### 2.3.1. Global description of species composition of cold scree slopes plant communities

We used non-metrical MultiDimensional Scaling (NMDS) with Bray–Curtis dissimilarity matrix for exploring species composition across the seven cold screes. This iterative ordination method is based on ranked distances between sample units in the data matrix, known as “species space” (McCune and Grace, 2002). Since it does not assume normally distributed data, it is often indicated for ecological analysis aiming at exploring patterns of species composition across various sites (e.g. regarding contrasting bedrocks, climates, etc.).

#### 2.3.2. Community diversity and spatial variability of species composition

We used alpha and beta diversity to assess plant community structure within cold scree. Alpha diversity was calculated based on the exponential of the Shannon index for each of the 28 1m×1m quadrats, following the recommendations of Chao et al. (2014). We also calculated the evenness coefficient (J) within the different plots with the following equation:  $J = \frac{H'}{\log(S)}$  where H' is the exponential of Shannon index and S is the total number of species within the quadrat considered. We assessed the spatial variability of species composition within the seven cold screes using Bray-Curtis distance at two different spatial scales: (i) within each quadrat, we calculated the average Bray-Curtis distance between all possible pairs among the 100 cells forming the plot in order to evaluate small scale spatial variability; (ii) between the four quadrats of each cold scree we also calculated the average Bray-Curtis distance to assess spatial variability at the cold scree scale.



### *2.3.3. Abundance of growth forms*

Species were classified into four functional groups based on their growth form in accordance with TRY database (Kattge et al., 2011): herbs, shrubs, mosses, lichens. Abundance of a growth form in a cell is the cumulative abundance of all species belonging to this specific growth form in that cell.

### *2.3.4. Spatial patterns analysis*

In each of the 28 quadrats, we calculated Moran's I index, a spatial autocorrelation coefficient commonly used in many disciplines to identify spatial structure (Dray, 2011). With Moran's I we measured the degree of correlation between growth form abundance in cells as a function of their spatial location, based on distance classes between survey points (i.e. the cells and their location within the grid they form in the quadrat). It means that this coefficient measures the spatial autocorrelation for each growth form, without considering neighboring growth forms identity and abundance. Moran's I makes it possible to measure both the intensity of spatial autocorrelation, reflecting the degree of spatial aggregation of each growth form and the extent of spatial aggregation. Moran's  $I > 0$  for a given distant class indicates spatial aggregation while Moran's  $I < 0$  indicates spatial segregation (Adler and Lauenroth, 2000). The distance over which Moran's I is significantly different from 0 indicates the patch size or distance of the avoidance effect for the growth form (Legendre and Fortin, 1989).

To calculate Moran's I, we defined 10 distance classes (d) (up to 100 cm) in each quadrat. We removed the tenth class due to low number of paired cells for this distance class, ensuring the power of the significance test for the 9 remaining distance classes. For all species present in the quadrat, we computed Moran's I for all distance classes (d), then plotted  $I(d)$  in ascending order of distance classes, thus forming autocorrelograms (for more details see Legendre and Fortin, 1989). The significance of autocorrelation was tested individually for each growth form both at every distance class belonging to each quadrat using a randomization test, and at the whole plot scale using the Bonferroni test modified according to the protocol of Legendre and Fortin (1989).

The computation of Moran's I gives access to different kind of indices: (i) the spatial extent of the spatial dependence i.e. the patch size of the growth form and (ii) the intensity of spatial autocorrelation i.e. the intensity of spatial aggregation of the growth form. Firstly, we recorded the patch size, derived from the autocorrelograms as the lower range of the first distance class showing no significant positive autocorrelation (Legendre and Fortin, 1989). When the first distance class did not show significant autocorrelation, we considered that the growth form did not form a patch (i.e. patch size = 0 cm). To assess the intensity of spatial aggregation of growth forms at different spatial

scales, we calculated three different indices of intensity of spatial autocorrelation: (i) The weighted mean of every Moran's I coefficients at the quadrat scale, or Global Moran's I, corresponds to the sum of Moran's I of each distance class, weighted by the inverse of the distance classes. As a result, the nearest distance classes contribute more to the Global Moran's I than the more distant classes (Adler and Lauenroth, 2000); (ii) the weighted mean Moran's I of the first two distance classes, or Moran's I<sub>2</sub>, gives an indication of small-scale spatial autocorrelation. Moran's I<sub>2</sub> is calculated the same way as Global Moran's I, but based only on the first (0-20 cm) and second (20-30 cm) distance classes. Hence, it gives an indication of small-scale intensity of spatial autocorrelation, within the range 0-30cm. And (iii) the weighted mean Moran's I of the growth form patch, or Moran's I patch, calculated identically but with Moran's I of every distance classes with significant autocorrelation, until the first non-significant distance class is reached. If the third distance class (30-36,05 cm) showed the first non-significant Moran's I, then the patch size was recorded as 30 cm (lower range of the third distance class), and Moran's I<sub>2</sub> and Moran's I patch were identical since Moran's I patch was based on the two first classes of distance just like Moran's I<sub>2</sub>.

All spatial pattern indices detailed above were performed using PASSAGE software, version 2.0 (Rosenberg and Anderson, 2011) and R (R core team, 2019).

We aimed at detecting if the different growth forms display different responses in terms of spatial structure according to their local abundance and thus reveal different strategies of spatial occupancy. To do so we compared the slopes of the relationships between the relative abundance of each growth and the four spatial pattern indices calculated (patch size, global Moran's I, Moran's I<sub>2</sub> and Moran's I patch). A significant relationship indicates changes in spatial structure according to changes in the abundance of the growth form while a non-significant slope indicates a constant spatial structure independent of the growth form abundance.

### *2.3.5. Statistical analysis*

The differences in spatial patterns indices between growth forms were tested using ANOVAs with growth form as explanatory variable and site (cold scree slope identity) as blocking variable. To evaluate if the growth form effect on spatial patterns indices was consistent at the different spatial scales (Moran's I<sub>2</sub>, Moran's I patch and Global Moran's I) we also used a repeated measures ANOVA to test the interaction between growth form and the scale at which we calculated spatial pattern indices (i.e. Global Moran's I, Moran's I patch and Moran's I<sub>2</sub>). To do so, the model was set with every value of Moran's I (i.e. either Global, I<sub>2</sub> or patch Moran's I of each growth form in every plots) as response variable, the interaction between growth form and the scale of Moran's I index, and site as

a blocking variable. For each 1m×1m quadrat it is possible to associate each growth form with its abundance at the quadrat scale and four spatial structure indices. The overall relationship between life form abundance and spatial structure indices was assessed at the scale of the 7 cold screens using an ANCOVA model for each spatial structure index. The relative abundance of the growth form is then considered as a dependent variable and spatial indices and interaction between growth form and spatial indices as explanatory variables. We aimed here to focus on comparing the slopes of the relationship between abundance of growth form and spatial indices for each growth form, we then focused our interpretation on the interaction between spatial indices and growth form in the ANCOVA model.

Missing value (e.g. when a growth form was absent from a plot) were excluded from these analyses. Statistical test were computed using R (R core team, 2019).

### 3. Results

#### 3.1. Diversity, species and growth form abundances in cold scree communities

##### 3.1.1. Spatial variability of species composition between and within cold screes

At the quadrat scale, the NMDS analysis allowed to group the quadrats according to their belonging to a particular cold scree, the quadrats belonging to the same cold scree are closer in species composition to each other than to the quadrats of other screes meaning that the beta diversity is stronger between cold screes than within (Figure 1).

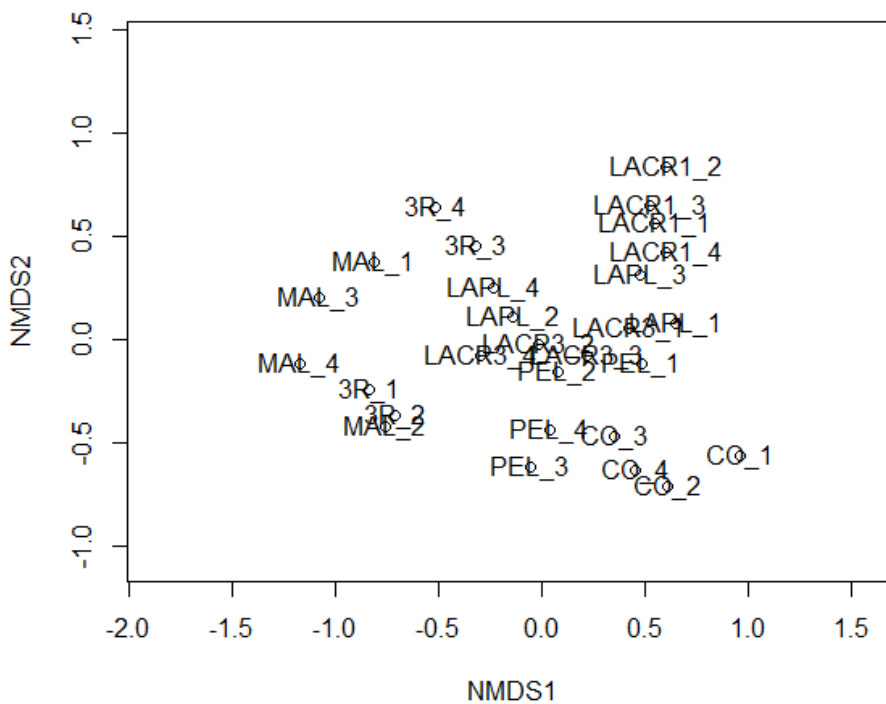


Figure 1: Non-metric MultiDimensional Scaling (NMDS) based on Bray-Curtis dissimilarity between the 28 studied plots belonging to 7 cold screes. Abbreviations for cold screes are as following : 3R = 3 Ruisseaux, CO = Combe Obscure, LACR1 = La Croix 1, LACR3 = La Croix 3, LAPL = La Plagne, MAL = Malentraz, PEL = Pellafol. The number following abbreviations the 4 different quadrats for vegetation survey (1-4).

At very small scale, beta diversity within quadrats, measured using Bray-Curtis indices between the 100 10cm×10cm cells, are quite similar between cold screes. However, two cold screes showed differences in small scale beta diversity, with *Combe Obscure* having a higher small scale spatial variability and *La Croix 1* a smaller small scale spatial variability in species composition (Table 2).

	3R	CO	LACR1	LACR3	LAPL	MAL	PEL
<b>Mosses</b>	73,64	20,37	61,46	42,15	49,74	50,78	43,30
<i>Dicranum scoparium</i>	11,69	2.77	0	7.98	9,00	0.57	9,58
<i>Hylocomium splendens</i>	9.9	4.99	<b>57,50</b>	<b>20,17</b>	<b>28,16</b>	8,88	18,25
<i>Pleurozium schreberi</i>	<b>21,15</b>	2.29	0	9,12	6,30	<b>33,48</b>	0.85
<i>Polytrichum alpinum</i>	10,59	0	0	0	0	6,57	0
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	0	8,58	3.7	6.17	3.2	0	7.67
<b>Shrubs</b>	12,84	68,60	28,99	46,01	38,93	22,88	37,67
<i>Dryas octopetala</i>	0	12,97	4,77	9.12	10,53	0.09	2.17
<i>Empetrum nigrum</i>	0	<b>17,73</b>	0.07	13,55	6.3	0	<b>19,6</b>
<i>Salix reticulata</i>	0	0.07	9,47	5.76	0	0	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1.16	0.38	0	5.85	5.75	17,6	0.02
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0	10,35	0	1.36	0	0	0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	11,14	12,90	11,87	13,69	15,98	3.82	13,8
<b>Lichens</b>	13,52	8,72	0,00	10,29	8,50	22,42	18,99
<i>Cladonia sp.</i>	11,74	2.77	0.00	7,98	5.41	17,78	15,64
<b>Herbs</b>	0,00	2,30	9,55	1,55	2,83	3,91	0,04
<i>Saxifraga retusa</i>	0	0.07	7,65	1.53	0	0	0
<b>H'</b>	6,45 ± 2,04	8,69 ± 1,35	3,94 ± 0,57	8,91 ± 0,61	7,38 ± 1,27	5,14 ± 1,47	6,36 ± 1,20
<b>J</b>	0,73 ± 0,04	0,76 ± 0,04	0,51 ± 0,08	0,77 ± 0,03	0,68 ± 0,07	0,70 ± 0,12	0,71 ± 0,03
<b>Bray-Curtis</b>	0,52 ± 0,03	0,63 ± 0,05	0,36 ± 0,05	0,54 ± 0,08	0,52 ± 0,09	0,52 ± 0,13	0,51 ± 0,10

Table 2: Relative abundance (%) of growth forms and of the fifth most dominant species in each site, mean Shannon index ( $H'$ ), evenness ( $J$ ) and Bray-Curtis distance between cells (mean Bray Curtis distance within quadrats), with their standard deviation. 3R = 3 Ruisseaux, CO = Combe Obscure, LACR1 = La Croix 1, LACR3 = La Croix 3, LAPL = La Plagne, MAL = Malentraz, PEL = Pellafol. For each cold scree the abundance of the most dominant species is indicated in bold.

### 3.1.2. Abundance of dominant species and growth forms and diversity indices

Depending on the cold scree site, either mosses or shrubs are the dominant growth forms, sometimes with situations close to codominance between shrubs and mosses (La Croix 3, Pellafol). Lichens occurred in every site except La Croix 1 but with abundance ranging from 8% to 22% (Table 2). Herbs showed very low abundance in quadrats (< 4%) except in La Croix 1 site where they reached almost an abundance of 10%.

All sites considered, only three species were found the most dominant: the mosses *Hylocomium splendens* (La Croix 1, La Croix 3 and La Plagne sites) and *Pleurozium schreberi* (3 Ruisseaux et Malentrax sites) and the shrub *Empetrum nigrum* (Combe Obscure and Pellafol sites). Among the most abundant species only *Hylocomium splendens* and *Vaccinium vitis-idaea* were present in all the 7 sites but with large variation in abundances (Table 2). Lichens were mainly represented by *Cladonia* species and to a lesser extent *Cetraria islandica* and *Peltigera spp.* Herbaceous species were mainly represented by species much more abundant in the surrounding fir-beech forest understorey (eg *Melampyrum nemorosum*, *Oxalis acetosella*, *Campanula scheuchzeri*). The only herbs species recorded that are not typical of fir-beech forests, were *Saxifraga retusa* usually found in the region at higher altitude cliffs and screes, and *Saxifraga paniculata*, widespread in mountainous rocky environments (Bensetitti et al., 2004). *Saxifraga retusa* was the only herb locally abundant, forming occasionally dense patches, and accounting for most of herb cover at La Croix 1 site. Diversity ( $H'$ ) and evenness ( $J$ ) indices measured at the quadrat scale (1m $\times$ 1m) showed significant differences between sites with the

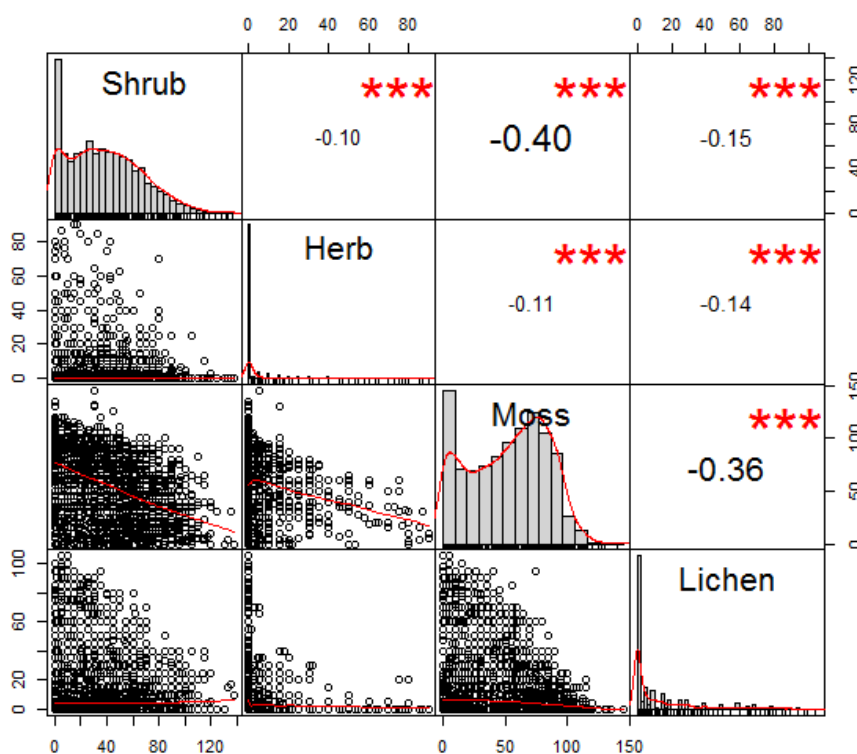


Figure 2: Correlation matrix based on the distribution of the relative abundance of growth forms within the 2800 cells we studied. \*\*\* indicates a significant relationship ( $p < 0.001$ ).

lowest diversity and evenness indices measured in La Croix 1 were the moss *Hylocomium splendens* is largely dominant, and the highest diversity and evenness indices was measured in Combe Obscure where *Empetrum nigrum* was the most dominant species and *Hylocomium splendens* was absent (Table 2).

At the 10cm×10cm cell scale, abundances of growth forms were all significantly negatively correlated with each other (Figure 2) with the strongest negative correlations being between the abundances of mosses and shrubs ( $R = -0.40$ ) and mosses and lichens ( $R = -0.36$ ). Mosses can largely prevail over other growth forms, some cells being even covered at 100% by *Hylocomium splendens* in La Croix 1 site or *Pleurozium schreberi* in 3 Ruisseaux site (data not shown), with overall a much higher abundance of mosses in those cold screes (Table 2).

### 3.2. Spatial patterns of growth forms

#### 3.2.1. Intensity of spatial autocorrelation and patch size

Global Moran's  $I$ , i.e. the intensity of spatial aggregation at the 1m×1m quadrat scale, Moran's  $I_2$ , i.e. the intensity of spatial aggregation at small scale, were significantly different between growth forms (respectively  $F_{9,88} = 2.7$ ;  $p < 0.05$  and  $F_{9,88} = 2.8$ ;  $p < 0.05$ ) while the intensity of spatial aggregation at patch scale did not significantly differ between growth forms ( $p > 0.05$ ). The intensity of spatial aggregation at quadrat scale (Global Moran's  $I = 0.058 \pm 0.025$ ) and fine scale (Moran's  $I_2 = 0.282 \pm 0.110$ ) were higher for mosses compared to other growth forms. Global Moran's  $I$  and Moran's  $I_2$  were lowest for herbaceous species ( $0.035 \pm 0.032$  and  $0.180 \pm 0.156$  respectively) and intermediate for lichens ( $0.047 \pm 0.026$  and  $0.232 \pm 0.114$ ) and shrubs ( $0.048 \pm 0.022$  and  $0.240 \pm 0.105$ ) (Figure 3).

There was no significant site effect ( $p > 0.05$ ) indicating similar trends across the seven cold screes. The interaction between growth forms and the scale of assessment of the intensity of spatial aggregation (Moran's  $I_2$ , Moran's  $I$  patch, Global Moran's  $I$ ) was not significant ( $p > 0.05$ ) indicating that the difference in the intensity of spatial aggregation between growth forms was not affected by the scale at which it was measured (fine, patch and quadrat scale).

Furthermore, we found no significant difference in patch size between growth forms (Figure 4).

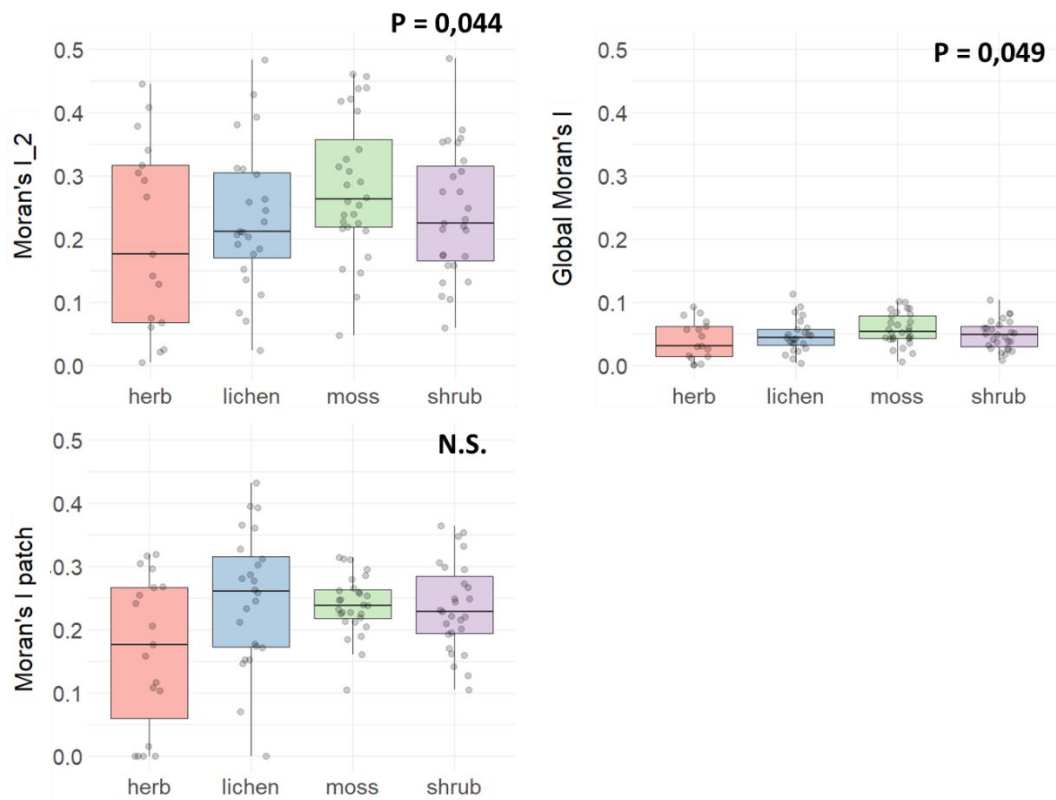


Figure 3: Mean intensity of spatial autocorrelation (weighted Moran's I) for each growth form. P values are from ANOVA testing for the main effect of growth forms. N.S. indicates  $P > 0,05$ .

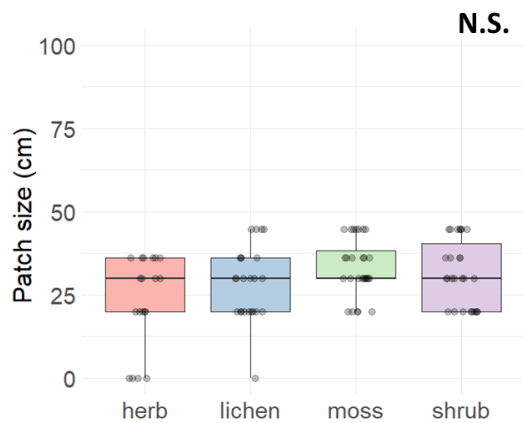


Figure 4: Mean patch size for each growth form. N.S. indicates a non-significant ( $P > 0,05$ ) ANOVA testing for the main effect of growth forms.



### 3.2.2. Relationship between attributes of spatial patterns of growth forms and their abundance

Overall, we found that the abundance of growth forms was significantly linked to the attributes of their spatial patterns, indicating that changes in the abundance of a growth form is significantly associated with changes in the intensity of the spatial aggregation and patch size.

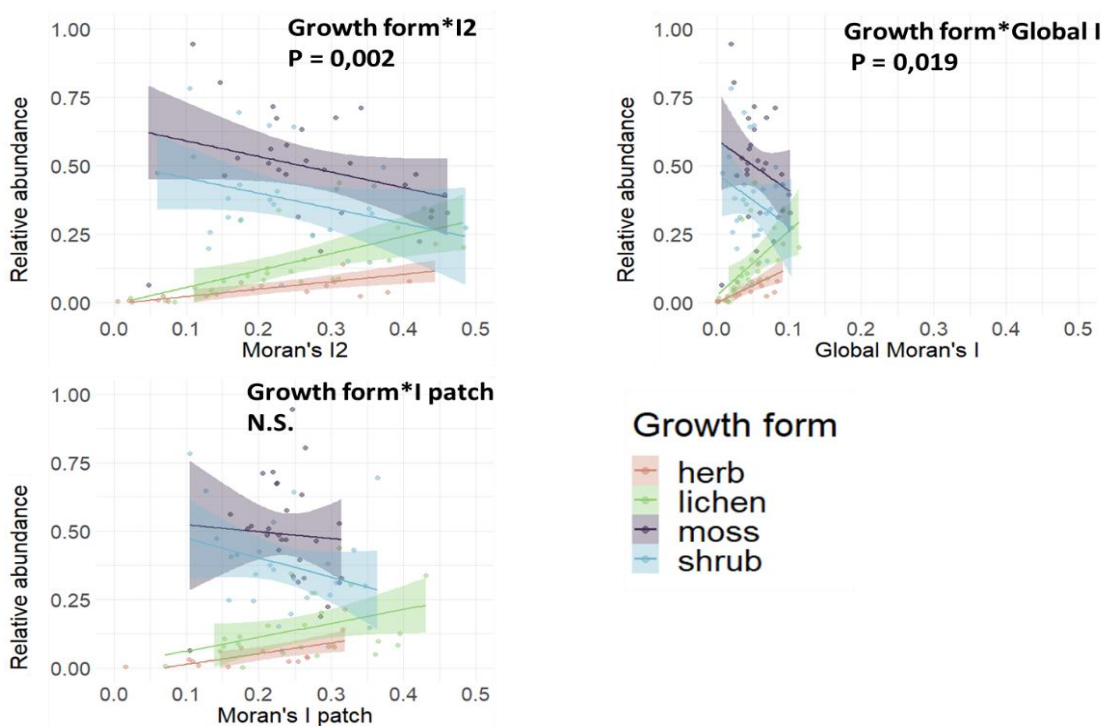


Figure 5: Relationship between relative abundance of growth forms (%) and intensity of spatial autocorrelation at the three scales (Moran's I<sub>2</sub>, Global Moran's I and Moran's I patch). P values result from ANCOVA testing the effect of interaction between growth form and Moran's I on relative abundance of growth forms. N.S. indicates  $P > 0,05$ . NB: We kept the same scales between the graphs to ensure an unbiased view on these relationships, even though Global Moran's I displayed lower values.

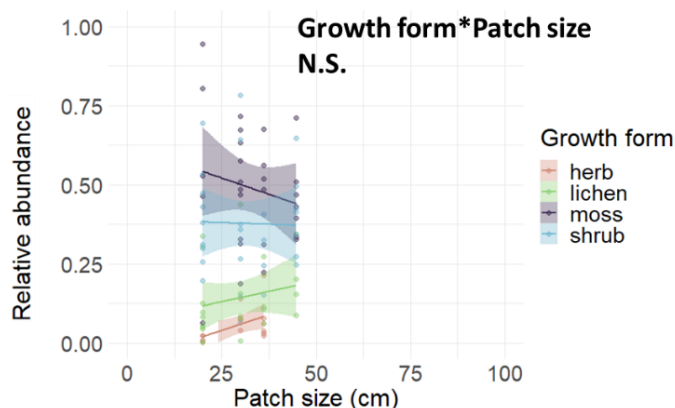


Figure 6: Relationship between relative abundance of growth forms (%) and patch size. N.S. indicates that the effect of relationship between growth form and patch size on relative abundance was non-significant ( $P > 0,1$ ). NB: we kept the values of patch size axe between 0-100 cm to reflect the scale of spatial dependence at the quadrats level

ANCOVAs revealed a significant interaction between growth form identity and both the intensity of spatial aggregation at the quadrat scale (Global Moran's I) and at the fine scale (Moran's I2) but not at patch scale (Table 3 ; Figure 5 and Figure 6). Accordingly, we found no significant interaction between patch size and growth forms.

	<i>p-value</i>
<i>I_glob</i>	0,22
<i>I_glob:Growth form</i>	<b>0,019</b>
<i>I_2</i>	0,23
<i>I_2:Growth form</i>	<b>0,001</b>
<i>I_patch</i>	0,377
<i>I_patch:Growth form</i>	0,139
<i>Patch_size</i>	0,503
<i>Patch_size:Growth form</i>	0,510

Table 3: Results of the ANCOVAs conducted for each attribute of spatial pattern (Global Moran's I, Moran's I2, Moran's I patch, patch size) to detect the global effect of the abundance of growth form and the interaction between spatial attributes and growth form.

At quadrat and fine scales the abundance of mosses and shrubs decreases as their intensity of spatial autocorrelation increases ( $p < 0.05$ ). In contrast, the abundance of herbs and lichens increases as their intensity of spatial autocorrelation increases ( $p < 0.05$ ).

None of the interactions were significant between patch size and a growth form ( $p > 0.1$  for lichens, shrubs, herbs, bryophytes), while only the interaction between I patch and shrub abundance was marginally significant ( $p = 0.077$ ).

## 4. Discussion

### *4.1. Spatial variability of plant communities in cold scree slopes*

Our observations on 7 cold scree slopes in the French Alps revealed the existence of significant variability in the specific composition of the communities despite the common feature of very cold temperatures, close to zero, during the growing season. This variability between cold screes can be compared to the variability classically found in small geographically dispersed ecosystems with high environmental variability on a small scale (Deák et al., 2021; Sasaki et al., 2012) and have already been suggested by Bertinelli et al. (1993). Indeed, these cold screes are located in contrasting environmental contexts in terms of bedrock, altitude, exposure or forest environment that may influence the species present. Bedrock might be one of the essential factors to influence the specific composition of plant communities in these ecosystems. The NMDS analysis representation clearly separates the two most siliceous sites (Malentraz and 3 Ruisseaux respectively on gneiss and granite bedrocks) from sites on Senonian limestone (Pellafol and Combe obscure), while Urgonian limestone (La Plagne) and quartzite (La Croix 1 & 3) have intermediate positions. In addition, other local environmental factors such as variation in soil temperature, canopy openness and soil pH can influence species composition of communities as shown by Wakui et al. (2017) by comparing the taxonomic composition among 26 cold screes in a small area of northern Japan with identical bedrock. Nevertheless, identifying rigorously the environmental features governing plant community assembly in cold screes remains difficult, due to the complexity of the entire cold scree slope biophysical system. Inherent factors to the cold scree such as microtopography (i.e. rocks size and layout), the strength, extent and spatial heterogeneity of underlying overcooling along with the soil moisture content, are subject to various feedback with interacting local biotic factors like mosses and humus cover, or canopy openness modulated by the consequences of cold conditions on local tree growth (Stiegler et al., 2014). Furthermore, these local factors are themselves impacted to some extent by the biogeographical context of the cold scree, more specifically by the bedrock and regional species pool (Nekola, 1999). Among these additional factors, the level of canopy openness could be of major importance. For example, we recorded no lichen species in La Croix 1 site, which is, among the seven studied cold screes, the site with the most important canopy closure (data not shown). By contrast, lichen species were largely present in the nearby La Croix 3 site where tree cover is very low with only a few very short individual trees. The

negative effect of canopy cover on lichen abundance identified by Haughian and Burton (2015) in boreal forest tends to support this assumption.

In addition to the role of environmental factors, the presence of generalist species, widely distributed in the Northern Hemisphere, and widespread in alpine forests at these altitudes, such as the bryophytes *Hylocomium splendens* or *Pleurozium schreberi* (Jägerbrand et al., 2014; Nyholm, 1965), also suggests the probable existence of other mechanisms driving the spatial variability of communities between cold scree slopes. For example biotic stochastic events (e.g. dispersal, foundation effects) were found central in determining community assembly for bryophytes (Ross-Davis and Frego, 2004) and in other ecosystems with a high level of environmental constraints (Kikvidze et al., 2015; Schöb et al., 2012). The study by Frego and Carleton (1995) in boreal forest supports this hypothesis since they did not find any effect of numerous environmental factors (temperature, radiation, precipitation, litter fall) to explain differences in the abundance of widespread bryophytes such as *Pleurozium schreberi* or *Ptilium crista-cristensis*, which we found in our sites.

This is consistent with the fact that dominant species differed widely among the sites we investigated, even between cold scree slopes belonging to the same mountain massif at similar elevation and with common bedrock. To our knowledge there are no in-depth comparative descriptions of vegetation in other cold scree slopes in Europe, however, previous works in high latitude ecosystems, with assemblages close to those encountered in cold scree slopes, suggested that vegetation type and cover can vary widely, albeit typical of these areas (Uxa et al., 2019).

Despite this spatial variability regarding species composition between cold scree slopes, a more functional approach, based on growth forms, highlights the common characteristics of these cold scree slopes. Notably the overall dominance of mosses and shrub growth forms, while lichens were frequent but never dominant is consistent with previous studies indicating that thick moss carpet occurred in most abyssal islets, though mainly mixed with shrubs (Gude et al., 2003; Kneisel et al., 2000). If the dominance of mosses and shrubs is a general repeated pattern observed on the seven studied cold scree slopes it is also highly variable, from sites dominated by mosses to sites dominated by shrubs with intermediate situations of codominance between the two growth forms. Furthermore, our observations tend to demonstrate that abundance of growth forms is not related to bedrock, as opposed to species composition. In this case biotic interactions can play an additional major role in shaping assembly of growth forms within communities (Márialigeti et al., 2009). Indeed, mosses can have various strategies regarding competition, on the one hand they can compete intensively for space against shrubs (Percival and Garbary, 2012), inducing common negative relationships between

their respective local abundance (Gornall et al., 2011) as we found in our study ; on the other hand, several studies have pointed out the weaker role of interspecific competition in bryophytes than for vascular plants, especially between species of bryophyte themselves (During and Lloret, 2001; During and van Tooren, 1987; Michel et al., 2012). Such properties of bryophyte species may contribute to the high level of bryophyte species coexistence we found within cold screes. In addition, it also provides insights to explain the variability of composition we recorded between cold screes with no particular bryophyte species dominating in all sites, as competition between bryophyte species rarely leads to competition exclusion (Rydin and Barber, 2001).

Our study provides a first step at exploring the spatial variability of plant communities among a range of cold screes with contrasting biophysical contexts. Further targeted research is needed to infer specific biotic and abiotic factors governing plant community assembly and variability among cold screes belonging to a complex biogeographical area such as French Alps.

#### *4.2. Common attributes of spatial patterns of growth forms among cold scree slopes and predominance of spatial aggregation in explaining fine scale spatial structure*

##### *4.2.1. Consistent spatial patterns of growth forms across cold screes with contrasted environmental conditions*

The variability in taxonomic species composition could be an issue to study common patterns in cold scree ecosystems. Growth forms share a range of functional traits reflecting the view that community assembly is driven by common processes across species. The functional approach through growth forms therefore appears to be a suitable alternative due to the widespread presence of the different growth forms in cold screes and the more similar spatial extension strategy between species within than between a given growth form (Herben et al., 1993; Ódor et al., 2013). The use of growth forms to explore spatial patterns or associated processes has already been validated in various contexts (Deléglise et al., 2011a; Khojasteh et al., 2013; Semchenko et al., 2013; Wang et al., 2021). Indeed, this approach appeared to be very relevant for studying the spatial patterns of cold scree communities. The attributes of spatial patterns we measured remained consistent across cold screes with contrasted environmental conditions (bedrock, exposition, altitude...) and taxonomic composition. We never detected a significant effect of scree identity (site) on the measured attributes

of spatial patterns. This means that the effect of growth forms on the spatial structuring of communities outweighs the potential effects of differences in environment and floristic composition between cold screes. The spatial characteristics assessed in our study thus appear to be largely common to all screes and intrinsic to the spatial behaviour of growth forms. Very few studies have dealt with comparing the relative importance of intrinsic properties of species vs environmental conditions on the spatial patterns attributes within plant communities. These results are thus an important step suggesting that in some ecosystems, such as cold screes, the spatial patterning of communities can rely more on species capacities itself than environmental variation. These results contrast with those obtained by Deléglise et al., (2011a) where the spatial response of growth forms to grazing exclusion differed according the environmental conditions and with those of (Wijesinghe et al., 2001) who showed that spatial patterns of roots foraging depend on environmental conditions, especially nutrients availability. However, Frego and Carleton (1995) showed that microsites environmental conditions in a boreal bryophyte community did not influence the spatial distribution of four bryophyte species. This may indicate that in cold ecosystems, environmental conditions drive common cold-related responses by selecting species within each growth form that have more common strategies than species of a same growth form in less temperature-constrained environments as has been found, for instance, for bryophytes in saline grasslands (Ódor et al., 2013).

#### *4.2.2. Do different growth forms have different spatial pattern attributes?*

We characterised the spatial patterns of growth forms present in cold screes by analysing several attributes of spatial patterns: (i) size of patches formed by growth forms and (ii) intensity of spatial autocorrelation, i.e. intensity of growth form aggregation, at three different spatial scales: fine-scale (<30 cm), patch scale (corresponding to the calculated patch size of the growth forms) and quadrat scale (1m×1m). Our results show that the different growth forms (lichens, bryophytes, herbs and shrubs) exhibit differences in spatial patterns, reflecting differences in spatial strategy of space occupancy within cold scree communities.

#### *4.2.2.1. Predominance of spatial aggregation to discriminate spatial strategies between growth forms*

We found significant differences in intensity of aggregation at both fine and quadrat scales between growth forms. First of all, these results indicate that the intensity of spatial aggregation, in other words the spatial density of a growth form, is the main spatial attribute that allows to differentiate the spatial strategy between growth forms. Secondly, the absence of significant results regarding patch size points out that the extent of spatial occupancy is less important than spatial aggregation in the spatial strategy of growth forms in cold screes. In our sites, the formation of small patch size (17-28cm on average) appears to be a common feature of spatial patterns for all growth forms while the density of individual, ramets or branches within those patches could vary.

The prevalence of spatial distribution of species density (spatial aggregation) over spatial extension (patch size) in structuring plant communities is not always found in the few studies that have tackled this question. For instance, in subalpine grasslands dominated by vascular plants, but where bryophytes are present, Deléglise et al. (2011a) found patch size of life forms to be the main marker for spatial pattern differences in plant communities. However, in cold screes, a strong fine-scale heterogeneity is very likely to occur due to local variations in soil, microtopography, microclimatic conditions which constitute particularly favorable conditions for generating spatial aggregation structures. Indeed, such microhabitat heterogeneity has been linked to habitat partitioning generating spatial aggregation of species (Frego and Carleton, 1995; Legendre and Fortin, 1989; Slack, 1990) notably for layer-ground boreal species (Vellak et al., 2003).

#### *4.2.2.2. Bryophytes display higher spatial aggregation than other growth forms*

Bryophytes, the most abundant growth form we recorded all sites together, showed a higher spatial aggregation compared to other growth forms both at fine scale (0-30cm range) and at the quadrat scale (1m×1m) indicating a propensity to a higher spatial aggregation compared to shrubs, lichens and herbs at such scales. However, the absolute values of intensity of spatial autocorrelation are much higher at fine scale than at the larger quadrat scale. Since the calculation of Moran's I for spatial aggregation is weighted in order to ensure a greater influence of first distance classes, the

Global Moran's I calculated at the quadrat scale probably reflects the same patterns displayed by Moran's I<sub>2</sub> at fine scale but weaker because weighted by the larger distant classes. This seems coherent according to the size of the patches we measured for bryophytes, mainly between 20 and 40 cm. This underlines the importance of spatial scale when analyzing spatial patterns of species (Purves and Law, 2002b; Roe et al., 2012), and the need for a multiscale approach to detect spatial structure attributes of species (Deléglise et al., 2011b). All in all, such a fine scale appears to be especially relevant to understand community structure and associated mechanisms in cold screes even if there is an important difference regarding size between species individual of the different growth forms (eg between shrubs and mosses). Such fine scale, around 10-50 cm in extent, has already been proved relevant for most of bryophyte species since they have a tendency to aggregate themselves into strongly structured patches at fine scale (Herben and Wagnerová, 2004; Jasmin et al., 2008).

Several elements could explain the higher spatial aggregation in bryophytes we found. First, regarding biotic interactions, bryophytes are known to be less sensitive to intraspecific competition compared to other growth forms (le Roux et al., 2013) ; moreover, competition between bryophyte species can be reduced while light availability increases (Pedersen et al., 2001), a typical situation in cold screes where the trees that persist are scarce and undergo dwarfing. In addition, spatial aggregation has also been identified as a mean to reduce the intensity of interspecific competition in plant communities (Lenssen et al., 2005; Murrell et al., 2001) (Murrell et al., 2001; Lenssen et al., 2005) and can thus improve the competitive ability of bryophytes with other growth forms and explain their inclination to form mono-dominant patches as observed in other ecosystems (Okland, 1994; Péntes-Kónya, 2006). Secondly, bryophytes have been found sensitive to variation in environmental microheterogeneity (Frego and Carleton, 1995), a common feature in cold screes. All these elements converge towards a strong benefit of a high spatial aggregation for bryophytes in order to ensure their persistence in cold screes.

#### *4.2.3. Spatial strategies change differently with abundance according to growth forms*

In such cold environments, clonal reproduction is considered the main reproductive form for spatial extension (Callaghan, 1987), and clonal reproduction is very likely to shape attributes of spatial patterns, especially the way plant aggregate in space through distance from the mother plant at which ramets are placed (Benot et al., 2013; J, 1997; Kikvidze et al., 2015; Tirado and Pugnaire, 2003).



Different spatial strategies can be identified according to several features displayed by the clonal extension of individuals. A high dispersal clonal ability with widely spaced ramets creeping in the surrounding vegetation is typical of the so called “guerilla strategy” (Doust, 1981) resulting in a near-random strategy arrangement of species at small scale limiting spatial aggregation of species. On the other hand, clonal species with a low dispersal ability resulting in a front of aggregated ramets represent more of the “phalanx” strategy (Doust, 1981). What is not yet clearly known is whether species can, to a certain extent, modify their spatial strategy according to their biotic and abiotic environment (Perry et al., 2013).

Our study provides new insights into such variability of clonal extension strategy as we empirically found that the intensity of spatial aggregation can change with the abundance of growth forms. Furthermore, the direction of this change significantly depends on the considered growth form. The two most abundant growth forms, i.e., bryophytes and shrubs, have their intensity of spatial aggregation decreasing with their abundance. This means that, locally, when the coexistence between the different growth forms increases, the spatial aggregation of mosses or shrubs decreases, it shifts towards a more guerilla and less phalanx strategy. On the opposite, for lichens and herbs, the less abundant growth forms, when the coexistence with other growth forms increases their spatial aggregation increase as well, meaning that the spatial strategy shifts towards a more phalanx and a less guerilla strategy. A few studies have already dealt with the relationship between local abundance and spatial aggregation of species, but they mainly focused on tropical forest or shrublands on a larger spatial scale (Fangliang et al., 1997; Miller et al., 2010; Plotkin et al., 2000). Focusing experimentally on four grassland species, Benot et al., (2013) found no significant relationship between spatial aggregation and variation in abundance. So far, no common pattern has yet emerged. In that respect our study provides an original contribution to the interplay between abundance and spatial patterns at fine scale in cold environment and show that there are different possible spatial ways to cope with variation in coexistence within communities.

Attributes of spatial structure have been identified as a main factor to enhance species coexistence in plant communities (Amarasekare, 2003) and this may explain that some form of variability in these attributes can be mobilized depending on the biotic context. For example, Bates (1998) suggested that many bryophyte species, forming dense clones and gaining ground by runners, combine both “phalanx” and “guerilla” clonal strategies. The widespread boreal moss *Hylocomium splendens*, a predominant species in cold scree slopes, is thus able to lengthen its main axis at the expense of first order branches in order to forage for lights (Okland, 1995). Hence, prevailing

structuring processes may differ among populations of a dominant moss species within a unique ecosystem (see also Okland and Bakkestuen, 2004). Other works in montane forest (Maslov, 1989) and grasslands (Dickinson and Norton, 2011) also showed that a same species can display different spatial patterns across different sites. Especially the intensity of spatial aggregation can be an advantage for the performance of less competitive species (Stoll and Prati, 2001; Wassmuth et al., 2009) by reducing the chance of competitive exclusion (Turnbull et al., 2007). Although bryophytes are usually considered as weak competitors (Steel et al., 2004), in cold scree habitats, where light and humidity are not considered limiting resources, lichens and herbaceous species appear to be less competitive as they display globally lower abundance. It is likely that their only way to persist in cold screes is to form dense mono-specific patches to withstand their stronger neighboring competitors. Lichens are known to establish only in environments where competition from higher plants is excluded or strongly reduced (Odland et al., 2018). Also, they are believed to be primarily driven by niche processes in boreal forests, settling in patches of suitable habitats concomitantly suboptimal for other growth forms (Haughian and Burton, 2015), likely to be found in some microhabitats within cold screes in relation to the local variation in undercooling.

On the opposite, bryophytes and shrubs are usually highly dominant in cold screes. We can suppose that once they have reached a high level of abundance, they are more likely to persist in the community and hence reduce the intensity of competition through reducing their intensity of aggregation. On the other hand, in a situation where they are less abundant, they undergo a more intense competition by the other growth forms and need to adopt a spatial strategy involving a higher spatial aggregation to persist. For example, a positive correlation between density and productivity has previously been demonstrated for the widespread boreal mosses found in cold screes *Hylocomium splendens* (Okland and Okland, 1996) and *Rhytidiadelphus triquetrus* (Bates, 1988) which can allow to better compete with increasing spatial aggregation. This is also congruent with results by Semchenko et al. (2013) suggesting that weaker competitors tend to display highly aggregated spatial distribution patterns in order to persist in the community while stronger competitors seem to avoid conspecific interactions through lower spatial aggregation. Then, the correlation between variations in the intensity of spatial aggregation and abundance can be concurrent to variation in competitive ability during the process of colonizing cold screes communities for the different growth forms.

## Conclusion

This study further highlights the main interest of looking at the spatial strategies of organisms within communities to better understand community assembly rules, especially in ecosystems where contrasting growth forms coexist. Our results emphasize a major role of spatial aggregation in structuring cold scree communities and also raises the importance of the coexistence of different spatial strategies within communities based on growth forms. Notably, variations in spatial strategies of species depending on their level of dominance appear to be a possible mechanism to persist within very constrained environment such as cold scree. However, further studies are required to determine the relative importance of abiotic microheterogeneity and biotic interactions to better explain the observed spatial patterns.

Overall, we would like to stress the strong interest in assessing spatial patterns to better understand the dynamics of plant communities in cold environment subject to global warming. In that respect cold scree ecosystems appear as a very relevant model where species adapted to cold ecosystem and generalist species coexist.

## References

- Adler, P.B., Lauenroth, W.K., 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in Colorado shortgrass steppe. *Applied Vegetation Science* 3, 213–222. <https://doi.org/10.2307/1479000>
- Alados, C.L., Saiz, H., Gartzia, M., Nuche, P., Escós, J., Navarro, T., Pueyo, Y., 2017. Plant–plant interactions scale up to produce vegetation spatial patterns: the influence of long- and short-term process. *Ecosphere* 8, e01915. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1915>
- Amarasekare, P., 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6, 1109–1122. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00530.x>
- Asta, J., Orry, F., Toutain, F., Souchier, B., Villemin, G., 2001. Micromorphological and ultrastructural investigations of the lichen–soil interface. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 323–337. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00143-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00143-7)
- Bates, J.W., 1998. Is “Life-Form” a Useful Concept in Bryophyte Ecology? *Oikos* 82, 223–237. <https://doi.org/10.2307/3546962>
- Bates, J.W., 1988. The effect of shoot spacing on the growth and branch development of the moss *Rhytidiadelphus triquetrus*. *New Phytologist* 109, 499–504. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb03726.x>

- Benot, M.-L., Bittebiere, A.-K., Ernoult, A., Clément, B., Mony, C., 2013. Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours. *Journal of Ecology* 101, 626–636. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12066>
- Bensetitti, F., Herard-Logereau, K., Van Es, J., Balmain, C., 2004. Cahiers d'habitats » Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 5 - Habitats rocheux., Cahiers d'habitats Natura 2000.
- Berdugo, M., Soliveres, S., Kéfi, S., Maestre, F.T., 2019. The interplay between facilitation and habitat type drives spatial vegetation patterns in global drylands. *Ecography* 42, 755–767. <https://doi.org/10.1111/ecog.03795>
- Berdugo, M.B., Quant, J.M., Wason, J.W., Dovciak, M., 2018. Latitudinal patterns and environmental drivers of moss layer cover in extratropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 27, 1213–1224. <https://doi.org/10.1111/geb.12778>
- Bertinelli, F., Petitcolas, V., Asta, J., Richard, L., Souchier, B., 1993. Relations dynamiques entre la végétation et le sol sur éboulis froid dans les Alpes françaises méridionales. *Revue d'Ecologie Alpine* 2, 93–104.
- Bolker, B.M., Pacala, S.W., Neuhauser, C., 2003. Spatial Dynamics in Model Plant Communities: What Do We Really Know? *The American Naturalist* 162, 135–148. <https://doi.org/10.1086/376575>
- Callaghan, T.V., 1987. Plant Population Processes in Arctic and Boreal Regions. *Ecological Bulletins* 58–68.
- Cassagne, N., Spiegelberger, T., Cécillon, L., Juvy, B., Brun, J.-J., 2008. The impact of soil temperature increase on organic matter and faunal properties in a frozen calcareous scree in the French Alps. *Geoderma* 146, 239–247. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.05.028>
- Cerfonteyn, M.E., Le, P.C.R., Van, B.J.V., Born, C., 2011. Cryptic spatial aggregation of the cushion plant *Azorella selago* (Apiaceae) revealed by a multilocus molecular approach suggests frequent intraspecific facilitation under sub-Antarctic conditions. *American Journal of Botany* 98, 909–914. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000460>
- Chao, A., Chiu, C.-H., Jost, L., 2014. Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45, 297–324. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333, 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Deák, B., Kovács, B., Rádai, Z., Apostolova, I., Kelemen, A., Kiss, R., Lukács, K., Palpurina, S., Sopotlieva, D., Báthori, F., Valkó, O., 2021. Linking environmental heterogeneity and plant diversity: The ecological role of small natural features in homogeneous landscapes. *Science of The Total Environment* 763, 144199. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144199>
- Delaloye, R., Reynard, E., Lambiel, C., Marescot, L., Monnet, R., 2003. Thermal anomaly in a cold scree slope (Creux du Van, Switzerland), in: Phillips, M., Springman, S.M., Arenson, L.U. (Eds.),

- Proceedings of the 8th International Conference on Permafrost. Presented at the 8th International Conference on Permafrost, A a Balkema Publishers, Zürich, pp. 175–180.
- Deléglise, C., Loucougaray, G., Alard, D., 2011a. Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 22, 402–413. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01277.x>
- Deléglise, C., Loucougaray, G., Alard, D., 2011b. Effects of grazing exclusion on the spatial variability of subalpine plant communities: A multiscale approach. *Basic and Applied Ecology* 12, 609–619. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.08.006>
- Dickinson, Y., Norton, D.A., 2011. Divergent small-scale spatial patterns in New Zealand’s short tussock grasslands. *New Zealand Journal of Ecology* 35, 76–82.
- Doust, L.L., 1981. Population Dynamics and Local Specialization in a Clonal Perennial (*Ranunculus Repens*): I. The Dynamics of Ramets in Contrasting Habitats. *Journal of Ecology* 69, 743–755. <https://doi.org/10.2307/2259633>
- Dray, S., 2011. A New Perspective about Moran’s Coefficient: Spatial Autocorrelation as a Linear Regression Problem. *Moran. Geographical Analysis* 43, 127–141. <https://doi.org/10.1111/j.1538-4632.2011.00811.x>
- During, H.J., Lloret, F., 2001. The species-pool hypothesis from a bryological perspective. *Folia Geobot* 36, 63–70. <https://doi.org/10.1007/BF02803139>
- During, H.J., van Tooren, B.F., 1987. Recent developments in bryophyte population ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 2, 89–93. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(87\)90164-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(87)90164-9)
- Ettema, C.H., Wardle, D.A., 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 177–183. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02496-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02496-5)
- Fangliang, H., Legendre, P., LaFrankie, J.V., 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8, 105–114. <https://doi.org/10.2307/3237248>
- Frego, K.A., Carleton, T.J., 1995. Microsite conditions and spatial pattern in a boreal bryophyte community. *Can. J. Bot.* 73, 544–551. <https://doi.org/10.1139/b95-056>
- Gentili, R., Baroni, C., Caccianiga, M., Armiraglio, S., Ghiani, A., Citterio, S., 2015. Potential warm-stage microrefugia for alpine plants: Feedback between geomorphological and biological processes. *Ecological Complexity* 21, 87–99. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.11.006>
- Gobat, J.-M., Aragno, M., Matthey, W., 2010. *Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols*. PPUR Presses polytechniques.
- Gorbunov, A.P., Marchenko, S.S., Seversky, E.V., 2004. The thermal environment of blocky materials in the mountains of Central Asia. *Permafrost Periglac. Process.* 15, 95–98. <https://doi.org/10.1002/ppp.478>
- Gornall, J.L., Woodin, S.J., Jónsdóttir, I.S., van der Wal, R., 2011. Balancing positive and negative plant interactions: how mosses structure vascular plant communities. *Oecologia* 166, 769–782. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1911-6>

- Gude, M., Dietrich, S., Mausbacher, R., Hauck, C., Molenda, R., Ruzicka, V., Zacharda, M., 2003. Probable occurrence of sporadic permafrost in non-alpine scree slopes in Central Europe, in: Phillips, M., Springman, S.M., Arenson, L.U. (Eds.), Proceedings 8th International Conference on Permafrost. Presented at the 8th International Conference on Permafrost, A a Balkema Publishers, Zürich, pp. 331–336.
- Haughian, S.R., Burton, P.J., 2015. Microhabitat associations of lichens, feathermosses, and vascular plants in a caribou winter range, and their implications for understory development. *Botany* 93, 221–231. <https://doi.org/10.1139/cjb-2014-0238>
- Heinken, T., 1999. DISPERSAL PATTERNS OF TERRICOLOUS LICHENS BY THALLUS FRAGMENTS. *The Lichenologist* 31, 603–612. <https://doi.org/10.1006/lich.1999.0219>
- Herben, T., Doring, H.J., Krahulec, F., 1995. Spatiotemporal dynamics in mountain grasslands: Species autocorrelations in space and time. *Folia Geobot* 30, 185–196. <https://doi.org/10.1007/BF02812097>
- Herben, T., Hara, T., 2003. Spatial Pattern Formation in Plant Communities, in: Sekimura, T., Noji, S., Ueno, N., Maini, P.K. (Eds.), *Morphogenesis and Pattern Formation in Biological Systems*. Springer Japan, Tokyo, pp. 223–235. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-65958-7\\_19](https://doi.org/10.1007/978-4-431-65958-7_19)
- Herben, T., Krahulec, F., Hadincová, V., Kovářová, M., 1993. Small-scale spatial dynamics of plant species in a grassland community over six years. *Journal of Vegetation Science* 4, 171–178. <https://doi.org/10.2307/3236102>
- Herben, T., Wagnerová, M., 2004. Effects of Bryophyte Removal and Fertilization on Established Plants in a Mountain Grassland: Changes of a Fine-Scale Spatial Pattern. *Lindbergia* 29, 33–39.
- J, M.A., 1997. Structure and analysis of phenotypic and genetic variation in clonal plants. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants* 185–210.
- Jägerbrand, A.K., Alatalo, J.M., Kudo, G., 2014. Variation in responses to temperature treatments ex situ of the moss *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. originating from eight altitude sites in Hokkaido, Japan. *Journal of Bryology* 36, 209–216. <https://doi.org/10.1179/1743282014Y.0000000095>
- Jasmin, J.-N., Rochefort, L., Gauthier, G., 2008. Goose grazing influences the fine-scale structure of a bryophyte community in arctic wetlands. *Polar Biol* 31, 1043–1049. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0443-y>
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönnisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van BODEGOM, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin Iii, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman,

- M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusà, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordoñez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J.G., Peñuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17, 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Kenner, R., Phillips, M., Hauck, C., Hilbich, C., Mulsow, C., Bühler, Y., Stoffel, A., Buchroithner, M., 2017. New insights on permafrost genesis and conservation in talus slopes based on observations at Flüelapass, Eastern Switzerland. *Geomorphology* 290, 101–113. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.04.011>
- Khojasteh, F., Chahouki, M.A.Z., Azarnivand, H., Kikvidze, Z., Khojasteh, F., Chahouki, M.A.Z., Azarnivand, H., Kikvidze, Z., 2013. Life form and preference can drive spatial relationships among plant species in semi-arid rangelands of middle Iran. *Rangel. J.* 35, 63–69. <https://doi.org/10.1071/RJ12052>
- Kikvidze, Z., Brooker, R.W., Butterfield, B.J., Callaway, R.M., Cavieres, L.A., Cook, B.J., Lortie, C.J., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Xiao, S., Anthelme, F., Björk, R.G., Cranston, B.H., Gavilán, R.G., Kanka, R., Lingua, E., Maalouf, J.-P., Noroozi, J., Parajuli, R., Phoenix, G.K., Reid, A., Ridenour, W.M., Rixen, C., Schöb, C., 2015. The effects of foundation species on community assembly: a global study on alpine cushion plant communities. *Ecology* 96, 2064–2069. <https://doi.org/10.1890/14-2443.1>
- Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Brooker, R.W., Choler, P., Lortie, C.J., Michalet, R., Callaway, R.M., 2005. Linking Patterns and Processes in Alpine Plant Communities: A Global Study. *Ecology* 86, 1395–1400. <https://doi.org/10.1890/04-1926>
- Kneisel, C., Hauck, C., Mühll, D.V., 2000. Permafrost below the Timberline Confirmed and Characterized by Geoelectrical Resistivity Measurements, Bever Valley, Eastern Swiss Alps. *Permafrost Periglac. Process.* 11, 295–304. [https://doi.org/10.1002/1099-1530\(200012\)11:4<295::AID-PPP353>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/1099-1530(200012)11:4<295::AID-PPP353>3.0.CO;2-L)
- Körner, C., Hoch, G., 2006. A Test of Treeline Theory on a Montane Permafrost Island. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38, 113–119. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2006\)038\[0113:ATOTTO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2006)038[0113:ATOTTO]2.0.CO;2)
- le Roux, P.C., Virtanen, R., Luoto, M., 2013. Geomorphological disturbance is necessary for predicting fine-scale species distributions. *Ecography* 36, 800–808. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07922.x>
- Legendre, P., Fortin, M.J., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80, 107–138. <https://doi.org/10.1007/BF00048036>

- Lenssen, J.P.M., Hershock, C., Speek, T., During, H.J., de Kroon, H., 2005. Experimental Ramet Aggregation in the Clonal Plant *Agrostis Stolonifera* Reduces Its Competitive Ability. *Ecology* 86, 1358–1365. <https://doi.org/10.1890/04-0939>
- Maestre, F.T., 2003. Small-scale spatial patterns of two soil lichens in semi-arid Mediterranean steppe. *The Lichenologist* 35, 71–81. <https://doi.org/10.1006/lich.2002.0425>
- Maestre, F.T., Escudero, A., Martinez, I., Guerrero, C., Rubio, A., 2005. Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Funct Ecology* 19, 566–573. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01000.x>
- Márialigeti, S., Németh, B., Tinya, F., Ódor, P., 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodivers Conserv* 18, 2223–2241. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9586-6>
- Maslov, A.A., 1989. Small-scale patterns of forest plants and environmental heterogeneity. *Vegetatio* 84, 1–7. <https://doi.org/10.1007/BF00054661>
- McCune, B., Grace, J., 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, Or.
- McIntire, E.J.B., Fajardo, A., 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90, 46–56. <https://doi.org/10.1890/07-2096.1>
- Michel, P., Lee, W.G., During, H.J., Cornelissen, J.H.C., 2012. Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions. *Journal of Ecology* 100, 222–231. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01898.x>
- Miller, B.P., Perry, G.L.W., Enright, N.J., Lamont, B.B., 2010. Contrasting spatial pattern and pattern-forming processes in natural vs. restored shrublands. *Journal of Applied Ecology* 47, 701–709. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01816.x>
- Morard, S., Delaloye, R., Lambiel, C., 2010. Pluriannual thermal behavior of low elevation cold talus slopes in western Switzerland. *Geographica Helvetica* 65, 124–134. <https://doi.org/10.5194/gh-65-124-2010>
- Murrell, D.J., Purves, D.W., Law, R., 2001. Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 529–530. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02292-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02292-3)
- Myers-Smith, I.H., Kerby, J.T., Phoenix, G.K., Bjerke, J.W., Epstein, H.E., Assmann, J.J., John, C., Andreu-Hayles, L., Angers-Blondin, S., Beck, P.S.A., Berner, L.T., Bhatt, U.S., Bjorkman, A.D., Blok, D., Bryn, A., Christiansen, C.T., Cornelissen, J.H.C., Cunliffe, A.M., Elmendorf, S.C., Forbes, B.C., Goetz, S.J., Hollister, R.D., de Jong, R., Loranty, M.M., Macias-Fauria, M., Maseyk, K., Normand, S., Olofsson, J., Parker, T.C., Parmentier, F.-J.W., Post, E., Schaepman-Strub, G., Stordal, F., Sullivan, P.F., Thomas, H.J.D., Tømmervik, H., Treharne, R., Tweedie, C.E., Walker, D.A., Wilkening, M., Wipf, S., 2020. Complexity revealed in the greening of the Arctic. *Nature Climate Change* 10, 106–117. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0688-1>
- Nekola, J.C., 1999. Paleoreugia and Neoreugia: The Influence of Colonization History on Community Pattern and Process. *Ecology* 80, 2459–2473. <https://doi.org/10.2307/177232>



- Niu, F., Cheng, G., Niu, Y., Zhang, M., Luo, J., Lin, Z., 2016. A naturally-occurring 'cold earth' spot in Northern China. *Scientific Reports* 6, 34184. <https://doi.org/10.1038/srep34184>
- Nyholm, E., 1965. *Illustrated moss flora of Fennoscandia* II T. Lund.
- Odland, A., Sundstøl, S.A., Bjerketvedt, D.K., 2018. Alpine lichen-dominated heaths: ecology, effects of reindeer grazing, and climate change. A review. *Oecologia Montana* 27, 30–50.
- Ódor, P., Szurdoki, E., Botta-Dukát, Z., Papp, B., 2013. Spatial Pattern and Temporal Dynamics of Bryophyte Assemblages in Saline Grassland. *Folia Geobot* 48, 189–207. <https://doi.org/10.1007/s12224-012-9140-2>
- Okland, R.H., 1995. Population Biology of the Clonal Moss *Hylocomium Splendens* in Norwegian Boreal Spruce Forests. I. Demography. *Journal of Ecology* 83, 697–712. <https://doi.org/10.2307/2261637>
- Okland, R.H., 1994. Bryophyte and lichen persistence patterns in a Norwegian boreal coniferous forest. *Lindbergia*.
- Okland, R.H., Bakkestuen, V., 2004. Fine-scale spatial patterns in populations of the clonal moss *Hylocomium splendens* partly reflect structuring processes in the boreal forest floor. *Oikos* 106, 565–575. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12574.x>
- Okland, R.H., Okland, T., 1996. Population Biology of the Clonal Moss *Hylocomium Splendens* in Norwegian Boreal Spruce Forests. II. Effects of Density. *Journal of Ecology* 84, 63–69. <https://doi.org/10.2307/2261700>
- Pacala, S.W., Levin, S.A., 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species, in: *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press.
- Pearson, R.G., Phillips, S.J., Loranty, M.M., Beck, P.S.A., Damoulas, T., Knight, S.J., Goetz, S.J., 2013. Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature Climate Change* 3, 673–677. <https://doi.org/10.1038/nclimate1858>
- Pedersen, B., Hanslin, H.M., Bakken, S., 2001. Testing for Positive Density-Dependent Performance in Four Bryophyte Species. *Ecology* 82, 70–88. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Pénzes-Kónya, E., 2006. Fine-scale spatial and temporal changes in the population structure of terricolous bryophyte species in forest communities. *Acta Botanica Hungarica* 48, 381–397. <https://doi.org/10.1556/abot.48.2006.3-4.12>
- Percival, D., Garbary, D., 2012. Moss Competition Dynamics and Suppression Technologies in Wild Blueberry Production. *International Journal of Fruit Science* 12, 135–145. <https://doi.org/10.1080/15538362.2011.619358>
- Perry, G.L.W., Enright, N.J., Miller, B.P., Lamont, B.B., 2013. Do plant functional traits determine spatial pattern? A test on species-rich shrublands, Western Australia. *J Veg Sci* 24, 441–452. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01476>

- Plotkin, J.B., Potts, M.D., Leslie, N., Manokaran, N., Lafrankie, J., Ashton, P.S., 2000. Species-area Curves, Spatial Aggregation, and Habitat Specialization in Tropical Forests. *Journal of Theoretical Biology* 207, 81–99. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2000.2158>
- Purves, D.W., Law, R., 2002. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology* 90, 121–129. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00652>
- R core team, 2019. R: A language and environment for statistical computing.
- Rajala, T., Olhede, S.C., Murrell, D.J., 2019. When do we have the power to detect biological interactions in spatial point patterns? *Journal of Ecology* 107, 711–721. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13080>
- Roe, C.M., Parker, G.C., Korsten, A.C., Lister, C.J., Weatherall, S.B., Lawrence Lodge, R.H.E., Bastow Wilson, J., 2012. Small-scale spatial autocorrelation in plant communities: the effects of spatial grain and measure of abundance, with an improved sampling scheme. *J Veg Sci* 23, 471–482. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01375>
- Rosenberg, M.S., Anderson, C.D., 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 229–232. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00081>
- Ross-Davis, A.L., Frego, K.A., 2004. Propagule Sources of Forest Floor Bryophytes: Spatiotemporal Compositional Patterns. *bryo* 107, 88–97. <https://doi.org/10.1639/0007-2745>
- Růžička, V., Zacharda, M., Němcová, L., Šmilauer, P., Nekola, J.C., 2012. Periglacial microclimate in low-altitude scree slopes supports relict biodiversity. *Journal of Natural History* 46, 2145–2157. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.707248>
- Růžička, V., Zacharda, M., Šmilauer, P., Kučera, T., 2015. Can paleoreugia of cold-adapted species in talus slopes resist global warming? *Boreal Env. Res.* 20, 403–412.
- Rydin, H., Barber, K.E., 2001. Long-term and fine-scale coexistence of closely related species. *Folia Geobot* 36, 53–61. <https://doi.org/10.1007/BF02803138>
- Sasaki, T., Katabuchi, M., Kamiyama, C., Shimazaki, M., Nakashizuka, T., Hikosaka, K., 2012. Nestedness and niche-based species loss in moorland plant communities. *Oikos* 121, 1783–1790. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20152>
- Schöb, C., Butterfield, B.J., Pugnaire, F.I., 2012. Foundation species influence trait-based community assembly. *New Phytologist* 196, 824–834. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04306>
- Schoeneich, P., Huc, S., Brun, J.J., Meynier, S., Desplanque, C., 2017. Ecosystèmes forestiers abyssaux: une opportunité pour la gestion durable des forêts de montagne en Isère. *Insitut de géographie alpine, Grenoble.*
- Schwindt, D., 2013. Permafrost in ventilated talus slopes below the timberline. A multi-methodological study on the ground thermal regime and its impact on the temporal variability and spatial heterogeneity of permafrost at three sites in the Swiss Alps. (Dissertation zur Erlangung des naturwissenschaftlichen Doktorgrades). Bayerischen Julius -Maximilians -Universität Würzburg, Würzburg.

- Semchenko, M., Abakumova, M., Lepik, A., Zobel, K., 2013. Plants are least suppressed by their frequent neighbours: the relationship between competitive ability and spatial aggregation patterns. *J Ecol* 101, 1313–1321. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12127>
- Shimokawabe, A., Yamaura, Y., Akasaka, T., Sato, T., Shida, Y., Yamanaka, S., Nakamura, F., 2015. The Distribution of Cool Spots as Microrefugia in a Mountainous Area. *PLOS ONE* 10, e0135732. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135732>
- Shimokawabe, A., Yamaura, Y., Sueyoshi, M., Kudo, G., Nakamura, F., 2016. Genetic structure of *Vaccinium vitis-idaea* in lowland cool spot and alpine populations: microrefugia of alpine plants in the midlatitudes. *Alpine Botany* 126, 143–151. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0169-3>
- Slack, N., 1990. Bryophytes and ecological niche theory. *Botanical Journal of the Linnean Society* 104, 187–213. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02218>
- Steel, J.B., Wilson, J.B., Anderson, B.J., Lodge, R.H.E., Tangney, R.S., 2004. Are bryophyte communities different from higher-plant communities? Abundance relations. *Oikos* 104, 479–486. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12840>
- Stiegler, C., Rode, M., Sass, O., Otto, J.-C., 2014. An Undercooled Scree Slope Detected by Geophysical Investigations in Sporadic Permafrost below 1000 M ASL, Central Austria: Evidence of Sporadic Permafrost Below 1000 M ASL in Central Austria. *Permafrost and Periglacial Processes* 25, 194–207. <https://doi.org/10.1002/ppp.1813>
- Stoll, P., Prati, D., 2001. Intraspecific Aggregation Alters Competitive Interactions in Experimental Plant Communities. *Ecology* 82, 319–327. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Tanaka, H.L., Nohara, D., Yokoi, M., 2000. Numerical Simulation of Wind Hole Circulation and Summertime Ice Formation at Ice Valley in Korea and Nakayama in Fukushima, Japan. *Journal of the Meteorological Society of Japan. Ser. II* 78, 611–630. [https://doi.org/10.2151/jmsj1965.78.5\\_611](https://doi.org/10.2151/jmsj1965.78.5_611)
- Tilk, M., Ots, K., Tullus, T., 2018. Effect of environmental factors on the composition of terrestrial bryophyte and lichen species in Scots pine forests on fixed sand dunes. *Forest systems* 27, 1.
- Tilman, D., Kareiva, P.M., 1997. *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press.
- Tirado, R., Pugnaire, F.I., 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia* 136, 296–301. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1264>
- Turetsky, M.R., Bond-Lamberty, B., Euskirchen, E., Talbot, J., Frohking, S., McGuire, A.D., Tuittila, E.-S., 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems: Tansley review. *New Phytologist* 196, 49–67. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254>
- Turnbull, L.A., Coomes, D.A., Purves, D.W., Rees, M., 2007. How spatial structure alters population and community dynamics in a natural plant community. *Journal of Ecology* 95, 79–89. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01184>
- Uxa, T., Křížek, M., Krause, D., Hartvich, F., Tábořík, P., Kasprzak, M., 2019. Comment on ‘Geophysical approach to the study of a periglacial blockfield in a mountain area (Ztracené kameny, Eastern

- Sudetes, Czech Republic)' by Stan et al. (2017). *Geomorphology* 328, 231–237. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2018.10.010>
- Vellak, K., Paal, J., Liira, J., 2003. Diversity and distribution pattern of bryophytes and vascular plants in a boreal spruce forest. *Silva Fenn.* 37. <https://doi.org/10.14214/sf.508>
- Wakui, A., Sueyoshi, M., Shimokawabe, A., Kudo, G., Morimoto, J., Nakamura, F., 2017. Environmental factors determining the distribution of highland plants at low-altitude algific talus sites. *Ecological Research* 32, 183–191. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1429-9>
- Walther, G.-R., 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 2019–2024. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0021>
- Wang, J., Wang, Y., Li, M., He, N., Li, J., 2021. Divergent roles of environmental and spatial factors in shaping plant  $\beta$ -diversity of different growth forms in drylands. *Global Ecology and Conservation* 26, e01487. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01487>
- Wassmuth, B.E., Stoll, P., Tschardt, T., Thies, C., 2009. Spatial aggregation facilitates coexistence and diversity of wild plant species in field margins. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11, 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.02.001>
- Watt, A.S., 1947. Pattern and Process in the Plant Community. *Journal of Ecology* 35, 1–22. <https://doi.org/10.2307/2256497>
- Wijesinghe, D.K., John, E.A., Beurskens, S., Hutchings, M.J., 2001. Root system size and precision in nutrient foraging: responses to spatial pattern of nutrient supply in six herbaceous species. *Journal of Ecology* 89, 972–983. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2001.00618.x>
- Wipf, S., Rixen, C., Mulder, C.P.H., 2006. Advanced snowmelt causes shift towards positive neighbour interactions in a subarctic tundra community. *Global Change Biology* 12, 1496–1506. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01185.x>
- Zacharda, M., Gude, M., Kraus, S., Hauck, C., Molenda, R., Růžička, V., 2005. The Relict Mite *Rhagidia gelida* (Acari, Rhagidiidae) as a Biological Cryoindicator of Periglacial Microclimate in European Highland Scree. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37, 402–408. <https://doi.org/10.1657/1523-0430>
- Zacharda, M., Gude, M., Růžička, V., 2007. Thermal regime of three low elevation scree slopes in central Europe. *Permafrost Periglac. Process.* 18, 301–308. <https://doi.org/10.1002/ppp.598>

---

CHAPITRE 3 : Structure et réponse  
fonctionnelle des communautés végétales aux  
conditions environnementales des éboulis  
froids

---

## 1. Introduction

Les écosystèmes terrestres froids, qu'il s'agisse de la toundra, de la taïga, ou des étages supérieurs des massifs montagneux, sont parmi les plus exposés au réchauffement climatique. Des changements sont d'ores et déjà observés dans la structure des communautés végétales des régions froides en réponse au réchauffement climatique, tels qu'une augmentation de l'abondance d'espèces adaptées aux milieux plus doux dans les zones montagneuses (Gottfried et al., 2012), ou une prolifération des buissons au détriment des mousses et lichens dans la toundra arctique (Elmendorf et al., 2012b; Myers-Smith and Hik, 2018). Comprendre les mécanismes gouvernant ces modifications et celles à venir à court et moyen terme est essentiel pour déterminer leur impact sur le fonctionnement des écosystèmes froids.

L'approche par les traits fonctionnels est particulièrement pertinente pour analyser la réponse des communautés végétales face au réchauffement climatique et la manière dont cette réponse affecte le fonctionnement des écosystèmes (Moor et al., 2015; Soudzilovskaia et al., 2013). Les traits sont des éléments clés pour expliquer les stratégies de persistance des communautés végétales dans les conditions particulièrement contraignantes des écosystèmes froids. Dans ces milieux, les contraintes environnementales constituent un filtre abiotique très fort, impliquant la sélection d'espèces dont les traits sont compatibles avec le stress exercé, notamment, par les températures basses et la faible disponibilité des nutriments (Eskelinen et al., 2017; Reich and Oleksyn, 2004). Ces contraintes abiotiques peuvent par exemple conduire à l'expression de compromis entre les traits de tolérance au froid et les traits en lien avec la compétition ou la tolérance à l'herbivorie (Kergunteuil et al., 2018; Read et al., 2014). Ces compromis entre différents traits fonctionnels peuvent être mis en lumière par l'analyse des relations entre les valeurs de traits, aussi bien entre différentes espèces qu'entre individus d'une même espèce. Ils peuvent ainsi contribuer à piloter l'assemblage des communautés et notamment leur structure fonctionnelle (organisation, répartition, distribution des attributs des différents traits) le long de gradients latitudinaux (cf. Reich and Oleksyn, 2004; Wright et al., 2005) et altitudinaux (Laiolo and Obeso, 2017). Les conditions environnementales extrêmes peuvent ainsi conduire à des phénomènes de convergences fonctionnelle, c'est-à-dire la sélection d'attributs de traits similaires entre espèces (Fraser et al., 2016; Laiolo and Obeso, 2017; Read et al., 2014). C'est ce qui est observé dans les écosystèmes froids où l'effet des températures basses conduit à l'existence de syndromes de traits observés dans ces écosystèmes à l'échelle planétaire (Bjorkman et al., 2018; Kemppinen et al., 2021; Kergunteuil et al., 2018).

Une autre particularité de la structure fonctionnelle des communautés végétales des écosystèmes froids est la coexistence d'une grande diversité de formes de vie. On y trouve fréquemment une codominance de plantes chaméphytes, bryophytes et lichens, mais souvent associés à des plantes herbacées bien que généralement peu abondantes. Bryophytes et lichens s'avèrent souvent centraux pour le fonctionnement des écosystèmes froids de par leur influence sur le cycle du carbone, sur la disponibilité des nutriments et le climat du sol, ou encore par leur effet sur le recrutement et la régénération des plantes vasculaires (Cornelissen et al., 2007; Lindo and Gonzalez, 2010; Turetsky et al., 2012). Bryophytes et lichens peuvent notamment s'associer avec des cyanobactéries fixatrices d'azote atmosphérique (N<sub>2</sub>) et stocker la majorité de l'azote ainsi fixé dans leurs tissus (Gavazov et al., 2010). Grâce à ces associations ils peuvent même représenter la porte d'entrée majoritaire de l'azote dans les forêts boréales, bien que de nombreuses incertitudes demeurent quant aux facteurs régissant ces associations (Lindo et al., 2013). L'abondance des bryophytes et lichens dans ces milieux peut s'expliquer par leur physiologie singulière, marquée notamment par la poïkilohydrie – l'incapacité à réguler activement la teneur en eau de leurs tissus – et une forte résistance à la dessiccation (Kranner et al., 2008; Proctor et al., 2009). Cela leur permet d'entrer en état de dormance en conditions sèches, état dans lequel ils présentent une résistance extrême au stress induit par le froid et le gel (Proctor et al., 2009). Ces propriétés physiologiques alliées à leur capacité à se développer en dépit de très courtes périodes favorables à la croissance, font des lichens et bryophytes des formes de vie adaptées aux conditions les plus contraignantes, comme celles prévalant dans les environnements froids (Kranner et al., 2008; Patiño and Vanderpoorten, 2018). En revanche, lorsque ces communautés sont en concurrence avec des plantes vasculaires, une augmentation de la température est susceptible de favoriser la croissance de ces dernières, jusqu'à priver de lumière la strate bryo-lichénique. Ceci expliquerait en grande partie le déclin d'ores et déjà observé des lichens et bryophytes au profit des plantes vasculaires dans la toundra arctique (Chagnon and Boudreau, 2019; Elmendorf et al., 2012a; Maliniemi et al., 2018). Les communautés bryo-lichéniques des régions froides apparaissent donc très vulnérables face au réchauffement climatique, mais les travaux basés sur les traits fonctionnels les prenant en compte restent rares (St. Martin and Mallik, 2017). Un important effort de recherches portant simultanément sur les traits fonctionnels de la flore vasculaire, non vasculaire, et des lichens terricoles est aujourd'hui nécessaire pour approfondir nos connaissances sur les écosystèmes froids et leurs possibles réponses face au réchauffement climatique.

Dans les étages supérieurs des massifs montagneux ou la toundra arctique, les effets attendus des contraintes liées aux conditions environnementales sont une convergence des valeurs de traits indiquant des stratégies globalement plus conservatrices des ressources et un taux de croissance limité comparativement aux milieux tempérés et tropicaux ou aux étages inférieurs des massifs (Kergunteuil et al., 2018; Molau, 1993; Read et al., 2014; Sundqvist et al., 2013). De telles stratégies, identifiables par les relations entre certains traits, sont notamment caractérisées par une faible Surface Spécifique Foliaire (SSF), une faible concentration en nutriments ou encore une haute Teneur en Matière Sèche des Feuilles (TMSF) (Gorné et al., 2020). Au-delà de cette tendance à large échelle biogéographique, plusieurs études suggèrent qu'au sein des mêmes communautés végétales de la toundra arctique des variations de stratégies d'acquisition des ressources sont possibles (Thomas et al., 2020). Ainsi si des patrons généraux de réponses des traits aux conditions froides semblent pouvoir être rencontrés parmi les espèces des milieux froids, les stratégies d'adaptation peuvent toutefois varier entre différentes formes de vie. Dans la toundra arctique, les buissons sempervirents ont par exemple une TMSF plus élevée, une SSF plus basse, et une concentration en N des feuilles plus basse que les plantes herbacées, indiquant une stratégie de conservation de ressource plus marquée (Thomas et al., 2019). Mais au-delà des différences observées entre les formes de vie au sein des plantes vasculaires, l'interprétation des attributs des traits et des relations entre ces attributs pour différents traits (compromis, synergies) posent encore de nombreuses questions pour les bryophytes et les lichens terricoles. Du fait de leur fonctionnement physiologique particulier, ces formes de vie ont acquis diverses stratégies visant au stockage de l'eau et au maintien de l'humidité dans leur environnement proche, par exemple par la structuration spatiale de la colonie (coussins ou touffes denses), des morphologies des rameaux ou des thalles variées, ou encore l'investissement en tissus fortement turgescents (Elumeeva et al., 2011; Patiño and Vanderpoorten, 2018). Outre leur grande diversité structurelle, certains traits calqués sur la flore vasculaire ne correspondent donc pas nécessairement aux mêmes fonctions, et le modèle d'acquisition/conservation de ressources paraît difficilement transposable tel quel aux lichens et bryophytes (Stanton and Coe, 2021). Parmi les rares travaux portant sur les différences de valeurs de traits des lichens et bryophytes sur des gradients environnementaux de la toundra, Roos et al. (2019) ont ainsi observé chez les bryophytes une baisse de la Surface Spécifique des Rameaux (SSR) et de la capacité de rétention en eau à plus haute altitude sur un gradient altitudinal. Récemment, suite à un réchauffement contrôlé sur 20 ans, van Zuijlen et al. (2022) ont en revanche observé sur les bryophytes une SSR en hausse mais une capacité de rétention en eau en baisse par rapport au site témoin, et l'inverse chez les lichens. Ces apparentes contradictions quant à la réponse des traits en lien avec l'acquisition de ressources des lichens et des



bryophytes peuvent rendre leur interprétation délicate dans le cadre de l'étude de l'effet du réchauffement climatique sur les communautés boréo-arctiques en raison du manque de connaissances sur le sujet (van Zuijlen et al., 2022).

Le réchauffement climatique, par des effets directs sur les conditions environnementales et indirects sur l'environnement biotique, peut modifier les attributs de nombreux traits engendrant une réponse des organismes des écosystèmes froids aussi bien au niveau individuel (variabilité intraspécifique), au niveau spécifique (sélection des espèces présentes et de leur traits), et de la communauté (structure et assemblages des espèces et des traits) (Bjorkman et al., 2018; Lepš et al., 2011; Siefert et al., 2015). Globalement, il est attendu qu'une augmentation de la température dans les milieux froids favorise des individus ou espèces avec une stratégie plus portée sur l'acquisition des ressources en comparaison des conditions froides antérieures au réchauffement : augmentation de la SSF, de la teneur en nutriment des feuilles, de la hauteur végétative, et une baisse de la TMSF (Bjorkman et al., 2018). Cependant, la réponse fonctionnelle des écosystèmes froids à une large échelle reste incertaine, et plusieurs travaux ont fait part de résultats contredisant une stratégie devenant uniformément plus marquée par l'acquisition des ressources en réponse à une augmentation de la température dans ces milieux (Roos et al., 2019; van Zuijlen et al., 2022). Une partie de ces incertitudes provient du manque de connaissances actuel sur la plasticité fonctionnelle des communautés froides face à un changement de leur contexte environnemental, plus encore chez la flore non vasculaire. En réponse à l'augmentation de la température, la variabilité intraspécifique pourrait effectivement être très importante pour les traits en lien avec l'acquisition de ressources de la flore vasculaire (Siefert et al., 2015). Une capacité de variabilité intraspécifique élevée pour certains traits pourrait permettre à de nombreuses espèces de persister dans un climat réchauffé, en particulier les espèces à large amplitude écologique, induisant une relative stabilité de la composition taxonomique des communautés froides (e.g. Siefert et al., 2015). Néanmoins la capacité de variabilité intraspécifique semble différer entre les traits et entre les formes de vies, et les rares travaux tentant de l'évaluer chez les bryophytes ont fait part d'observations contradictoires (Roos et al., 2019; van Zuijlen et al., 2022). Comprendre dans quelle mesure ces modifications fonctionnelles s'opéreront est un enjeu important pour déterminer les capacités de persistance des communautés des régions froides et, in fine, des fonctions qu'elles assurent.

Les éboulis froids constituent un modèle particulièrement intéressant pour comprendre les stratégies fonctionnelles des espèces et des formes de vie en conditions froides, et la plasticité fonctionnelle d'espèces à large amplitude écologique en réponse à des différences de température.

Ce sont des formations poreuses que l'on retrouve, dans les Alpes, jusqu'au bas de l'étage montagnard. Elles sont caractérisées par un système de ventilation interne à l'origine, entre autres, du refroidissement constant des zones inférieures de l'éboulis (pour plus de détails voir (Morard et al., 2008). Ces systèmes géomorphologiques de petite taille résultent en la présence localisée de filtres environnementaux au sein de l'étage montagnard, pouvant aboutir à la coexistence de communautés végétales caractérisées par des structures fonctionnelles contrastées. Ainsi, les secteurs de l'éboulis constamment refroidis servent de refuge pour un certain nombre d'espèces spécialisées incapables de subsister hors des conditions froides fournies par le système de ventilation, principalement des bryophytes, des lichens terricoles, et des chaméphytes typiques des milieux boréo-arctiques (Gude et al., 2003; Růžicka et al., 2012). Ces espèces coexistent avec des espèces généralistes, essentiellement des bryophytes telles qu'*Hylocomium splendens* ou *Pleurozium schreberi*, et des chaméphytes de la famille des éricacées comme *Rhododendron ferruginum* ou *Vaccinium myrtillus*. Ces dernières sont également présentes dans les zones forestières adjacentes dont les conditions sont radicalement différentes, puisque la température du sol y est largement plus élevée, l'humidité plus basse, et la ressource lumineuse bien plus limitée du fait du couvert forestier.

Les éboulis froids permettent donc d'évaluer les stratégies d'adaptation fonctionnelle des espèces et des formes de vie formant des communautés mixtes, espèces spécialistes et espèces généralistes, dans leur zone froide, mais ils proposent également un contraste environnemental marqué, entre conditions boréo-arctiques en leur cœur, et conditions forestières montagnardes dans les zones adjacentes sur une distance de quelques mètres à quelques dizaines de mètres seulement. Ce gradient peut être utilisé pour décrypter la variabilité intraspécifique des traits d'espèces généralistes en réponse à des variations importantes de leur contexte environnemental.

Les traits que sont la Surface Spécifique Foliaire (SSF), le Taux de Matière Sèche des Feuilles (TMSF), le Taux d'azote des Feuilles (TNF), le Taux de Carbone des feuilles (TCF) et le pH des feuilles sont reconnus comme étant en lien étroit avec les stratégies d'acquisition de ressources des espèces (Gorné et al., 2020; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; van Zuijlen et al., 2022; Wright et al., 2005), alors que la hauteur végétative est plus en lien avec la compétition, notamment pour la lumière. Dans cette étude nous avons donc analysés les valeurs de ces traits pour les espèces dominantes présentes dans 4 éboulis froids situés dans les Alpes du Nord françaises avec deux objectifs principaux :

- (1) Caractériser les stratégies et compromis fonctionnels autour de l'acquisition de ressources et de la compétition des espèces et des formes de vie – lichens, bryophytes, herbacées, chaméphytes – présentes dans la zone cœur des éboulis froids. Nous cherchons notamment à mettre en évidence des différences de variabilité dans ces stratégies fonctionnelles selon les formes de vie.
- (2) Caractériser la variabilité intraspécifique de ces traits pour les espèces généralistes entre zones cœur d'éboulis froids et zones forestières adjacentes, constituant un fort contraste pédoclimatique sur une très courte distance. Il s'agit notamment de vérifier si l'hypothèse que ces espèces généralistes, du fait de leur grande amplitude écologique, présentent une variabilité intraspécifique se traduisant par une stratégie plus portée sur la conservation des ressources en zone cœur d'éboulis froid.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Sites d'étude

Site	Pellafol	3 Ruisseaux	La Croix 1	La Croix 3
Abréviation site	PEL	3R	LC1	LC3
Latitude	44,7635	45,1825	45,3957	45,3971
Longitude	5,8728	5,9245	6,7066	6,7034
Massif	Dévoluy	Belledonne	Vanoise	Vanoise
Altitude (m)	1250	1220	1400	1450
Roche-mère	Calcaire	Gneiss	Quartzite	Quartzite
Espèces d'arbre dominant la forêt environnante	<i>Abies alba</i> , <i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>
Exposition	N	NO	NE	N
Température moyenne estivale en cœur d'éboulis (°C)	1,47 (2016)	5,58 (2018)	2,04 (2018)	3,39 (2018)
Température moyenne estivale en zone témoin (°C)	15,09 (2016)	12,31 (2018)	10,51 (2018)	-

Tableau 1 : Localisation et principales caractéristiques des sites d'étude. La température moyenne estivale correspond à la température moyenne entre le 01/06 et le 31/08 de l'année correspondante.

Notre étude porte sur quatre éboulis froids des Alpes françaises (Tableau ). A proximité immédiate de chaque site, nous avons sélectionné une zone « témoin » dans la forêt environnante, située approximativement à la même altitude et à la même exposition. Ces zones témoins reposent sur des éboulis inactifs non ventilés, ainsi que sur la même roche-mère que l'éboulis froid afférant. Les sites La Croix 1 et La Croix 3, bien que distants de quelques centaines de mètres seulement, sont deux éboulis froids indépendants dont les compositions floristiques diffèrent largement (voir Chapitre 2). Deux zones témoin distinctes ont également été sélectionnées dans leur environnement proche. Nous avons relevé les températures estivales à la surface du sol durant la période estivale (1<sup>er</sup> juin au 31 août) en plaçant un capteur dans la zone cœur et dans la zone témoin. Le capteur de la zone témoin de La Croix 3 ayant disparu lors des mesures, nous n'avons pas de mesure de température précise sur ce site.

## *2.2. Sélection des espèces étudiées*

Nous avons choisi de nous focaliser sur les espèces dominantes dans les éboulis froids car les espèces les plus présentes dans une communauté contribuent le plus à son fonctionnement écologique dans la majorité des cas (Grime, 1998). Les espèces dominantes ont été déterminées à partir des relevés de végétation effectués précédemment (voir Chapitre 2). Ces relevés se sont basés sur des quadrats de 1\*1m (n = 28) eux-mêmes divisés en carrés de 10\*10cm (n= 1600). Nous avons ici sélectionné toutes les espèces dont le taux de recouvrement était supérieur ou égal à 60% dans au moins l'un des carrés de 10\*10 cm. Chaque espèce a été associée à l'une des formes de vie suivantes : lichen, bryophyte, chaméphyte, herbacée. Au total, 29 espèces ont été analysées, parmi lesquelles 4 lichens, 11 bryophytes, 11 chaméphytes, et 3 herbes (Tableau ).

Espèce	Abréviation	Forme de vie	Site de prélèvement	Prélèvement en zone témoin
<i>Arctostaphylos alpinum</i>	Arc alp	Chamephyte	LC3	
<i>Arctostaphylos uva ursi</i>	Arc uva	Chamephyte	PEL	
<i>Barbylophozia lycopodoides</i>	Bar lyc	Bryophyte	LC3	
<i>Cetraria islandica</i>	Cet isl	Lichen	PEL	
<i>Cladonia sp1</i>	Cla sp1	Lichen	PEL	
<i>Cladonia sp2</i>	Cla sp2	Lichen	3R	
<i>Dicranum sp</i>	Dic sp	Bryophyte	3R	Oui
<i>Dryas octopetala</i>	Dry oct	Chamephyte	LC3	
<i>Empetrum nigrum</i>	Emp nig	Chamephyte	LC3	
<i>Hylocomium splendens</i>	Hyl spl	Bryophyte	LC3	Oui
<i>Maienthemum bifolium</i>	Mai bif	Herbacée	LC3	Oui
<i>Orthilla secunda</i>	Ort sec	Chamephyte	LC1	
<i>Peltigera sp</i>	Pel sp	Lichen	LC3	
<i>Pleurozium schreberi</i>	Ple sch	Bryophyte	PEL	Oui
<i>Polytrichum sp</i>	Pol sp	Bryophyte	3R	
<i>Ptidilium ciliare</i>	Pti cil	Bryophyte	PEL	
<i>Ptilium crista castrensis</i>	Pti cri	Bryophyte	3R	Oui
<i>Rhododendron ferruginum</i>	Rho fer	Chamephyte	LC3	Oui
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	Rhy lor	Bryophyte	3R	Oui
<i>Rythidiadelphus triquetrus</i>	Rhy tri	Bryophyte	LC3	Oui
<i>Salix reticulata</i>	Sal reti	Chamephyte	LC3	
<i>Salix retusa</i>	Sal retu	Chamephyte	LC3	
<i>Sanonia uncinata</i>	San unc	Bryophyte	LC1	
<i>Saxifraga paniculata</i>	Sax pan	Herbacée	LC3	
<i>Saxifraga retusa</i>	Sax ret	Herbacée	LC3	
<i>Sphagnum sp</i>	Sph sp	Bryophyte	3R	Oui
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Vac myr	Chamephyte	3R	Oui
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Vac uli	Chamephyte	LC3	
<i>Vaccinium vitis idaea</i>	Vac vit	Chamephyte	3R	

Tableau 2 : Espèces sélectionnées dans notre étude. Les abréviations sont celles reportées dans les figures.

### 2.3. Mesure des traits fonctionnels

Dix individus de chaque espèce, ou de chaque population lorsque l'espèce était présente à la fois dans l'éboulis froids et la zone témoin hors secteur refroidi, ont été prélevés puis stockés en chambre froide au laboratoire avant la mesure des autres traits. Au total, 290 prélèvements ont donc été effectués pour les 29 espèces présentes en zone cœur d'éboulis, auxquels s'ajoutent 100 prélèvements pour les 10 espèces également présentes en zone témoin. Nous avons par ailleurs évalué la hauteur végétative par des mesures directes des individus sur site (n = 20 par espèces, soit 580 au total en zone cœur et 200 en zone témoin). Tous les réplicas propres à chaque espèce ou population n'ont été prélevés qu'en un seul site (voir tableau 1).

En suivant les protocoles de Pérez-Harguindeguy et al. (2013) nous avons mesuré les traits suivant pour les plantes vasculaires : la Surface Spécifique Foliaire (SSF), le Taux de Matière Sèche des Feuilles (TMSF), la Teneur en Azote des Feuilles (TNF), la Teneur en Carbone des Feuilles (TCF) et le pH des feuilles. Pour les bryophytes nous avons mesuré, en n'utilisant que la partie verte des individus, la Surface Spécifique des Rameaux (SSR), le Taux de Matière Sèche des Rameaux (TMSR), la teneur en azote, en carbone et le pH des rameaux en adaptant les protocoles de Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Pour les lichens, nous n'avons mesuré que la hauteur *in situ* et les teneurs en azote, carbone et le pH des thalles.

Concernant les teneurs en C et en N et le pH foliaires, une fois les autres traits mesurés, les 10 prélèvement par espèces ont été réunis afin d'obtenir une quantité de matériel suffisant pour les analyses, il n'y a donc qu'une mesure par espèces ou population pour ces traits. Enfin, nous avons également calculé le rapport C/N des feuilles/rameaux/thalles

## 2.4. Analyses statistiques

### 2.4.1. *Caractérisation des stratégies et compromis fonctionnels autour de l'acquisition de ressources et de la compétition des espèces et des formes de vie présentes en zone cœur d'éboulis froids.*

Nous cherchons à caractériser les stratégies fonctionnelles dépendantes de notre panel de traits en analysant les relations entre traits, lesquelles peuvent résulter de compromis (relations négatives entre deux traits), de synergies (relations positives) ou s'avérer neutres. Nous cherchons également à savoir si ces relations diffèrent selon les formes de vie – lichens, bryophytes, chaméphytes, herbes – et les espèces au sein de ces formes de vie.

Pour voir s'il existait des stratégies communes au niveau des formes de vie, nous avons calculé les coefficients de corrélation et les tests de linéarité sur les différentes paires de traits entre SSF/SSR, TMSF/TMSR et Hauteur au niveau individuel (donc indépendamment des espèces) au sein de chaque forme de vie (n = 110 pour les bryophytes et les chaméphytes, 30 pour les herbes). Nous ne les avons pas calculés sur les autres traits – TNF/TNR, TCF/TCR et pH des feuilles/rameaux – puisque nous n'avons pas de données au niveau individuel du fait de notre échantillonnage. Pour voir la relation entre ces traits à l'échelle des espèces au sein des formes de vie, nous avons moyenné les valeurs de hauteur, SSF/SSR et TMSF/TMSR par espèce, puis nous avons testé la linéarité et calculé les coefficients

de corrélation pour chaque paire de traits, y compris TNF/TNR, TCF/TCR et pH des feuilles/rameaux, pour les chaméphytes (n = 11) et bryophytes (n = 11) mais pas les herbes et les lichens en raison du trop faible nombre d'espèces chez ces formes de vie. Lorsque les tests de linéarité étaient positifs pour la même paire de traits chez deux formes de vie au niveau individuel ou spécifique, nous avons réalisé un test de Cohen pour comparer l'intensité de la corrélation entre les formes de vie.

Enfin, pour tester l'effet conjugué des formes de vie et des espèces – variables indépendantes – à la fois sur la SSF/SSR et le TMSF/TMSR – variables dépendantes – nous avons réalisé une Manova à deux facteurs.

#### *2.4.2. Variabilité intraspécifique des espèces généralistes présentes en zone cœur d'éboulis froids et en zone témoin dans la forêt environnante sur des traits de compétition et d'acquisition de ressources.*

Les 10 espèces généralistes présentes à la fois en zone cœur et en zone témoin sont susceptibles de présenter une forte capacité de variabilité intraspécifique entre ces deux milieux caractérisés par un fort contraste pédoclimatique. Nous émettons l'hypothèse que ces espèces adoptent une stratégie plus conservatrice en zone cœur en réponse aux conditions environnementales très contraignantes des éboulis froids. Une telle stratégie se caractérise par une diminution de la SSF/SSR, du TNF/TNR et de la hauteur ainsi que d'une hausse du TMSF/TMSR et du TCF/TCR. Le pH des feuilles/rameaux est également susceptible de présenter une variabilité intraspécifique importante et globalement plus acide en zone cœur en raison des caractéristiques édaphiques très différentes entre les deux secteurs.

Ainsi pour chaque trait de chaque espèce pour lesquels nous avons des répliques (hauteur, TMSF/TMSR et SSF/SSR), nous avons tout d'abord effectué un test de Shapiro afin de tester l'homogénéité des variances. Lorsque celle-ci était respectée ( $p > 0.05$ ) nous avons réalisé un t-test pour détecter une éventuelle différence significative entre zone cœur et zone témoin et un Welch t-test lorsque l'homogénéité des variances n'était pas respectée ( $p < 0.05$ ).

### 3. Résultats

#### 3.1. Relations entre les traits liés à l'acquisition de ressources en fonction des principales formes de vie des communautés végétales de la zone cœur des éboulis froids.

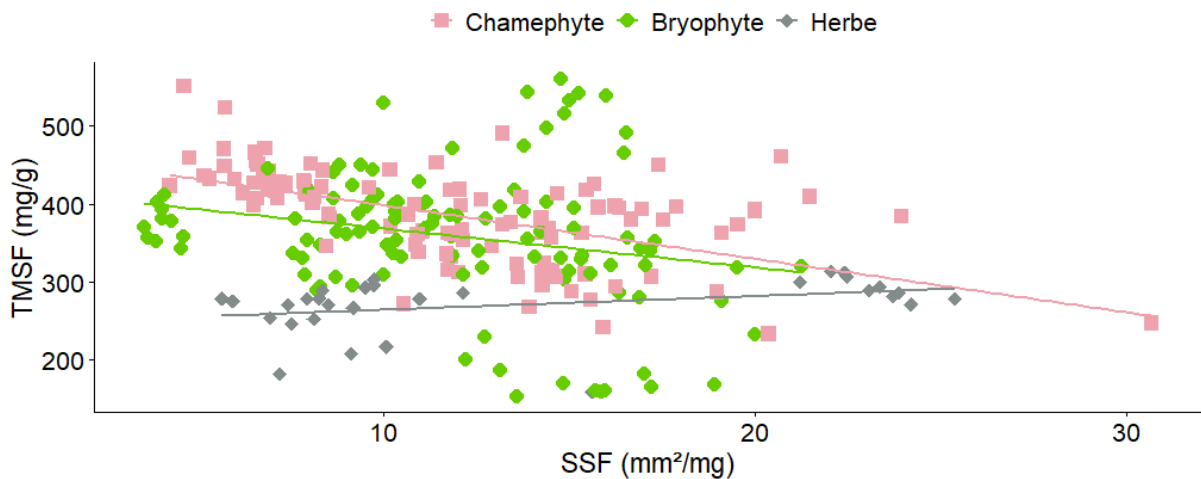


Figure 1 : Relation entre le Taux de Matière Sèche des Feuilles (TMSF) et la Surface Spécifique Foliaire (SSF) au niveau individuel parmi les chaméphytes, les bryophytes et les herbes. Par soucis de clarté et de simplicité, TMSF correspond au Taux de Matière Sèche des Rameaux (TMSR) et SSF à la Surface Spécifique des Rameaux (SSR) pour les bryophytes. Les relations linéaires sont significatives chez les chaméphytes et les bryophytes mais pas les herbes.

Pour tous les individus de toutes les espèces confondues il existe une relation linéaire négative significative ( $p < 0.05$ ) entre la SSF et le TMSF pour les chaméphytes et bryophytes alors qu'elle est non significative pour les herbacées (Figure 1). Le coefficient de corrélation est significativement plus élevé pour les chaméphytes que pour les bryophytes ( $R^2 = 0.294$  et  $0.044$  respectivement), témoignant d'une relation significativement moins forte chez les bryophytes ( $z\text{-value} = -1.89$ ). Les résultats de la MANOVA montrent que les formes de vie et les espèces ont toutes deux un effet significatif à la fois sur les valeurs de SSF/SSR et de TMSF/TMSR ( $p < 0.0001$  pour forme de vie et espèce sur la réponse de ces deux traits).



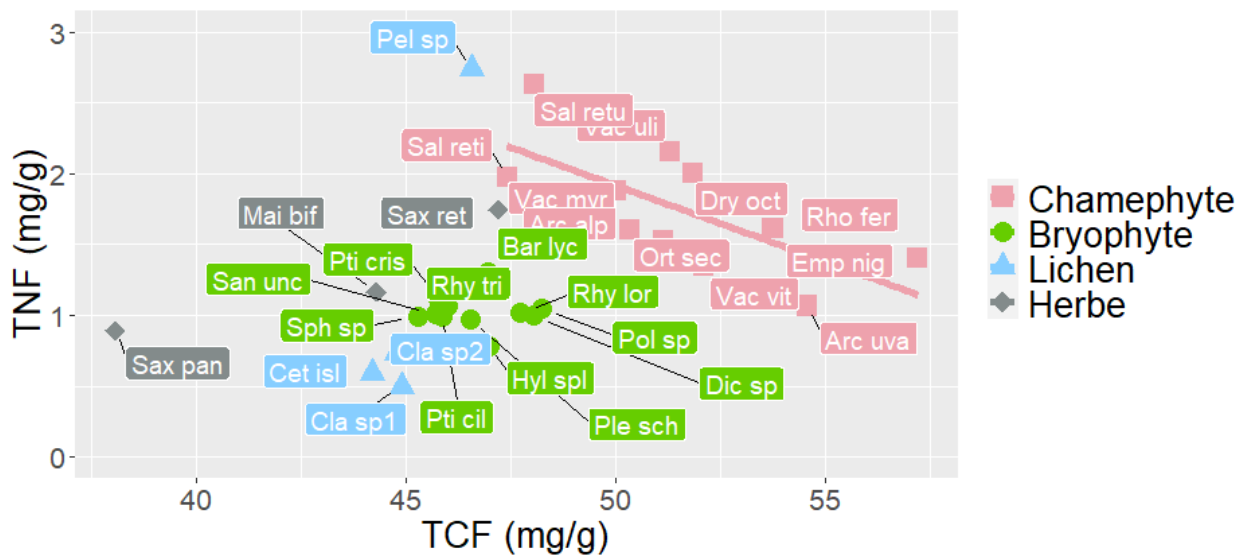


Figure 2 : Relation entre le Taux d'azote des feuilles (TNF) et le Taux de Carbone des Feuilles (TCF) au niveau spécifique parmi les chaméphytes, bryophytes, lichens et herbes. Concernant les bryophytes et les lichens, TNF correspond respectivement au Taux d'azote des Rameaux (TNR) et au Taux d'azote des Thalles (TNT), et TCF au Taux de Carbone des Rameaux (TCR) et au Taux de Carbone des Thalles (TCT). La relation linéaire significative chez les chaméphytes est représentée par le segment rose.

Pour les chaméphytes les relations entre TCF et TNF, et entre SSF et TCF sont significatives et négatives ( $p < 0.001$ ), alors que la relation entre SSF et TNF est significative et positive ( $p < 0.001$ ). Aucun de ces relations n'est significatives pour les bryophytes. Toutes les espèces de chaméphytes ont une valeur de TCF supérieure à la médiane des valeurs de TCF de l'ensemble des espèces étudiées. Chez les bryophytes, le TCF et le TNF sont particulièrement homogènes, étant compris entre 45 et 48 mg/g, et 0.8 et 1.4 mg/g respectivement (Figure 2). Concernant le TNF des lichens, la différence est conséquente entre *Peltigera sp.* d'une part, dont le TNF est le plus élevé de notre panel (2,8 mg/g) et les *Cladonia spp* et *Cetraria islandica* d'autre part qui affichent les taux les plus bas (0,5 à 0,7 mg/g), tandis que leurs TCF sont relativement similaires (44 à 47mg/g). Enfin, concernant les herbacées, les TNF et TCF de *Maianthemum bifolium* affichent des valeurs intermédiaires comparativement à *Saxifraga retusa* et *Saxifraga paniculata*, cette dernière présentant le TCF le plus bas de nos observations (38,08 g/mg).

### 3.2. Variabilité intraspécifique des traits fonctionnels des espèces végétales généralistes présentes à la fois dans la zone cœur des éboulis et dans la forêt témoin adjacente.

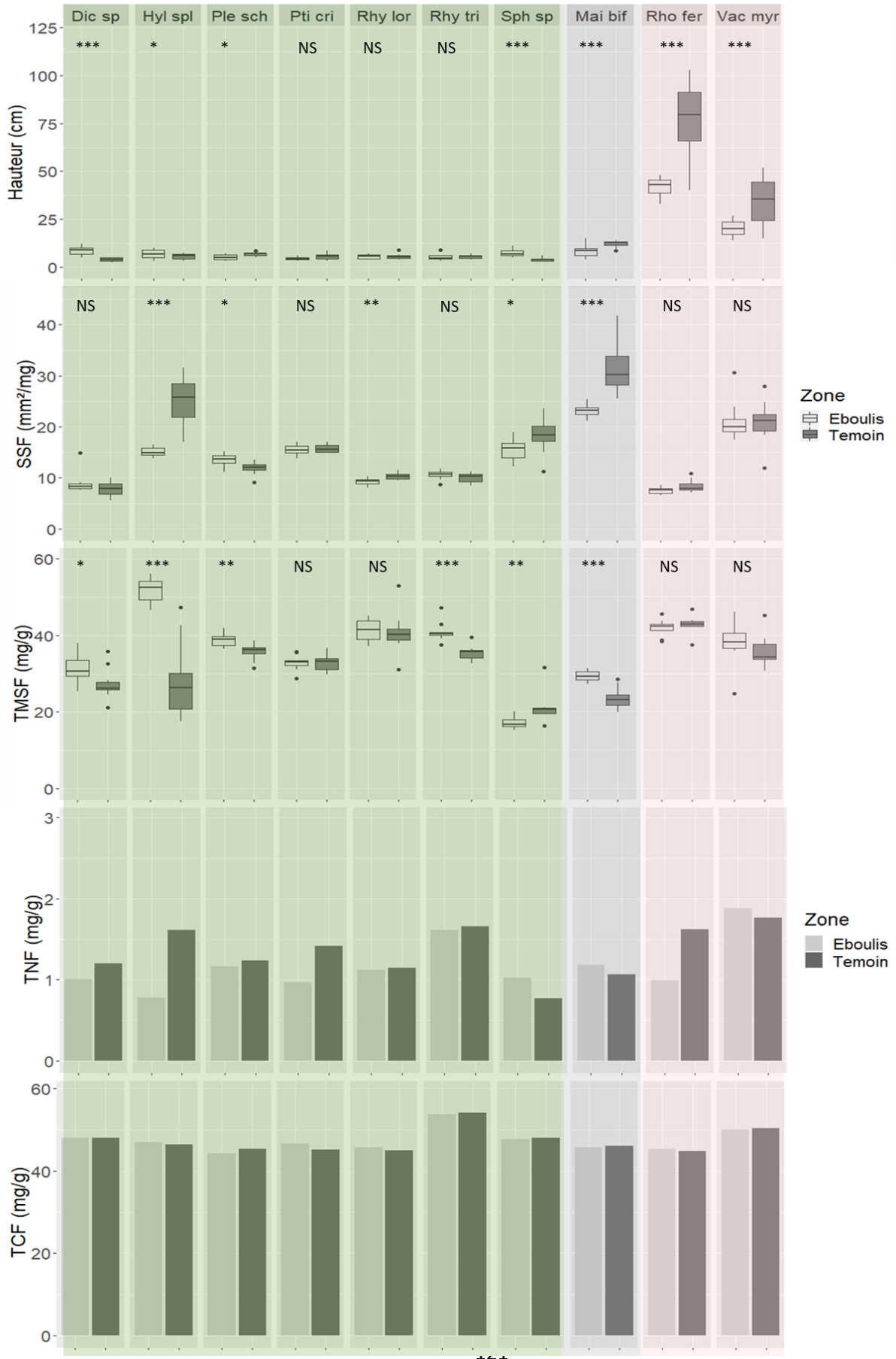


Figure 3 (ci-contre) : Variabilité intraspécifique entre zone cœur et zone témoin pour la hauteur, la Surface Spécifique Foliaire (SSF), le Taux de Matière Sèche des Feuilles (TMSF), le Taux d'azote des Feuilles (TNF) et le Taux de Carbone des Feuilles (TCF). Pour les bryophytes il s'agit de la Surface Spécifique des Rameaux (SSR), le Taux de Matière Sèche des Rameaux (TMSR), le Taux d'azote des Rameaux (TNR) et le Taux de Carbone des Rameaux (TCR) exprimés dans la même unité. Le résultat du t-test correspondant à chaque trait~espèce est indiqué comme suit : \*\*\* :  $p < 0.001$  ; \*\* :  $0.001 < p < 0.01$  ; \*  $0.01 < p < 0.05$  ; NS : Non Significatif. Les bryophytes sont représentées en vert, l'herbacée en gris, et les chaméphytes en rose.

A l'exception de *Ptilium crista-castrensis*, toutes les espèces étudiées affichent une variabilité intraspécifique significative entre zone cœur et zone témoin sur au moins l'un des traits mesurés (Figure 3). Ainsi, sur les dix espèces étudiées, sept ont une hauteur significativement différente entre zone cœur et zone témoin, cinq pour le TMS et six pour la SSF. De manière générale, nos résultats montrent, que ce soit pour la hauteur, la SSF/SSR, ou le TMSF/TMSR, l'existence de certaines espèces présentant des valeurs significativement plus basses, et d'autres significativement plus élevées dans la zone cœur de l'éboulis, en comparaison de la zone témoin.

Les deux seuls chaméphytes communs présents en zone cœur et zone témoin, *Vaccinium myrtillus* et *Rhododendron ferruginum*, présentent une hauteur significativement moins élevée en zone cœur, mais aucune différence significative sur les autres traits mesurés. La hauteur et la SSF de l'herbacée *Maianthemum bifolium* sont significativement inférieures en zone cœur, alors que le TMS y est significativement plus élevé. Parmi les bryophytes, la hauteur est significativement plus élevée en zone cœur chez *Hylocomium splendens*, *Sphagnum sp* et *Dicranum sp*, mais significativement plus basse chez *Pleurozium schreberi*, tandis qu'aucune différence n'a été détectée chez *Rhytidiadelphus loreus* et *Rhytidiadelphus triquetrus*. La TMSR est plus élevée chez *Dicranum sp*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, et *Rhytidiadelphus triquetrus* alors qu'il est plus bas chez *Sphagnum sp*, et ne présente pas de différence significative chez *Rhytidiadelphus loreus*. Enfin, la SSR est significativement plus faible en zone cœur chez *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus loreus* et *Sphagnum sp*, tandis qu'elle est plus élevée chez *Pleurozium schreberi* et non significativement différente chez *Dicranum sp* et *Rhytidiadelphus triquetrus*.

*Rhytidiadelphus loreus* (46,88 vs 62,62) et *Vaccinium myrtillus* (26,62 vs 28,61) présentent un rapport C/N foliaire plus faible dans la zone cœur en comparaison de la zone témoin (Figure 4). Les huit autres espèces étudiées affichent un C/N plus élevé dans la zone cœur, l'écart étant particulièrement important chez *Dicranum sp* (48,11 vs 39,96), *Pleurozium schreberi* (48,07 vs 31,97), *Sphagnum sp* (45,61 vs 27,67) et *Hylocomium splendens* (60,44 vs 28,80). De manière générale les espèces vasculaires étudiées (*Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium* et *Rhododendron ferruginum*) présentent un C/N foliaire relativement proche entre la zone cœur et la zone témoin

tandis que qu'il est beaucoup plus variable parmi les bryophytes, avec une amplitude allant jusqu'à plus de 30 chez *Hylocomium splendens*. *Ptilium crista castrensis*, affiche par ailleurs des valeurs de C/N foliaires semblables entre zones cœur et témoin.

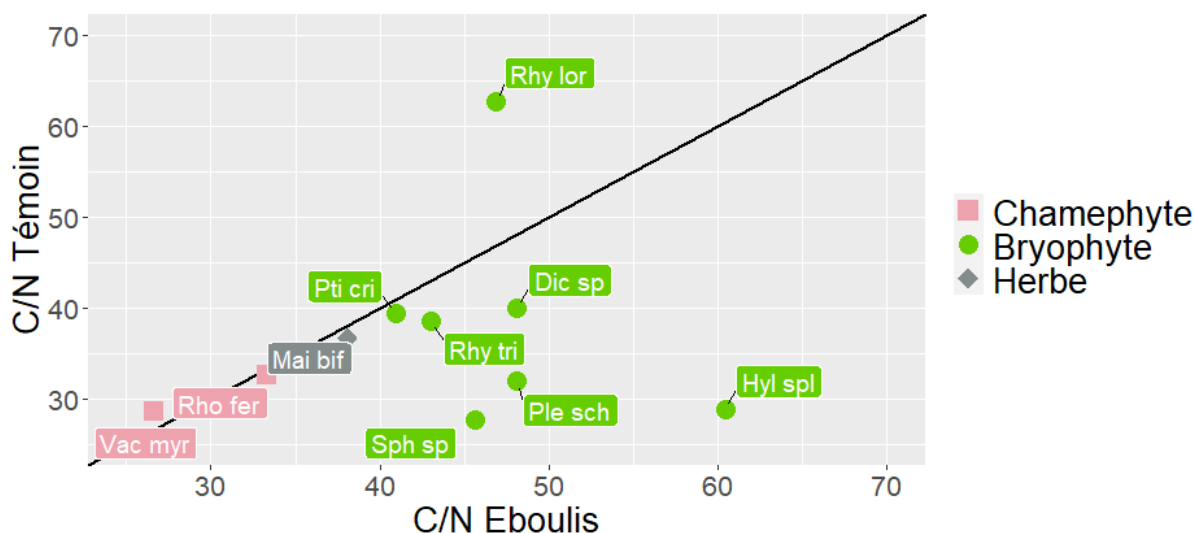


Figure 4 : Valeurs et différences du rapport C/N des feuilles (chaméphytes et herbes) ou des rameaux (bryophytes) entre zone cœur et zone témoin.

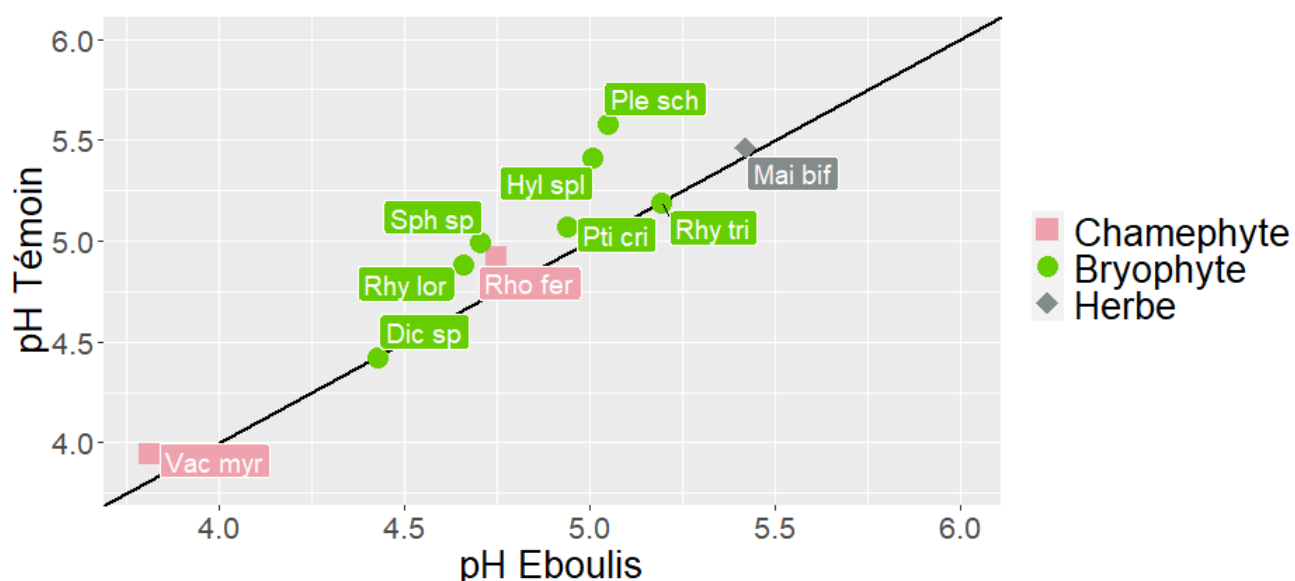


Figure 5 : Valeurs et différences de pH des feuilles (chaméphytes et herbes) ou des rameaux (bryophytes) entre zone cœur et zone témoin.

Le pH foliaire des dix espèces étudiées est soit identique, soit inférieur dans la zone cœur en comparaison de la zone témoin (Figure 5). Les écarts peuvent être relativement important chez les bryophytes avec par exemple un pH de 0,5 unité plus élevée en zone témoin chez *Pleurozium schreberi*. Néanmoins les écarts sont minimales chez *Dicranum sp* (4,43 vs 4,42), *Rhytidiadelphus triquetrus* (5,19 vs 5,19) et faibles chez les trois espèces vasculaires.

## 4. Discussion

### 4.1. *Une variabilité des stratégies d'acquisition des ressources au sein des éboulis froids qui dépend à la fois des formes de vie et des espèces.*

Il est généralement considéré que les conditions de températures très basses favorisent des stratégies d'acquisition des ressources plutôt conservatrice chez les espèces végétales (Garnier et al., 2001; Read et al., 2014; Siefert et al., 2015; Wright et al., 2005). Dans les éboulis froids alpins, où les conditions environnementales sont marquées par des températures négatives ou proches de 0°C toute l'année ; et relativement homogènes au cœur de l'îlot écologique, on pouvait donc se demander si la réponse des plantes serait également homogène, avec des relations similaires entre les traits selon les différentes formes de vie et les espèces. Nos observations montrent au contraire que les relations entre les valeurs de traits (SSF, TMSF, TCF, TNF) sont modulées par les différentes formes de vie, à savoir chaméphytes, lichens, bryophytes et herbacées, et par des différences interspécifiques au sein de celles-ci.

Ces relations, lorsqu'elles sont significatives entre les traits, peuvent traduire des compromis sur le plan fonctionnel, comme entre le SSF et le TMSF/TMSR chez les bryophytes et les chaméphytes dans notre étude. Ces observations sont en effet bien documentées et, par exemple, lorsque les espèces investissent dans des surfaces foliaires importantes, reflétées par la SSF, favorisant la photosynthèse et donc la croissance et l'acquisition de ressources, cela s'accompagne d'une diminution de la teneur en matière sèche des feuilles (TMSF) qui indiquent une moindre capacité de conservation des ressources (Poorter and Garnier, 2007; Shipley and Vu, 2002).

Dans les éboulis froids, ce compromis classiquement observé se retrouve donc au sein des chaméphytes et des bryophytes, pour lesquels l'augmentation de la SSF s'accompagne effectivement d'une diminution significative du TMSF/TMSR. Cependant cette relation n'est pas observée au sein des 3 seules espèces herbacées localement abondantes, où la SSF peut être très variable mais la TMSF reste globalement constante. Le fait d'observer des relations modulées par les formes de vie souligne donc qu'il existe, dans la zone froide des éboulis, des stratégies différentes (i.e. des relations entre traits reflétant des compromis différentes) selon les formes de vie.

Cela souligne deux premiers points importants dans la structuration fonctionnelle des communautés d'éboulis froids. Tout d'abord, les adaptations aux conditions rudes de ces milieux n'empêchent pas une variabilité dans les modes de croissance des espèces, avec la coexistence d'espèces plus conservatrices (TMSF/TMSR plus élevé, SSF/SSR plus basse) et d'autres plus acquisitrices (TMSF/TMSR plus bas, SSF/SSR plus élevée). Cette variété de stratégies semble donc commune à la fois aux chaméphytes et aux bryophytes malgré la grande distance phylogénétique entre ces formes de vie et les différences morphologiques importantes entre feuilles chez les chaméphytes et pseudfeuilles chez les bryophytes. La SSF/SSR étant fonction du TMSF/TMSR et de l'épaisseur des feuilles (non mesurée ici), la relation négative entre ces deux traits cache une variable d'ajustement constituée par la densité des feuilles/rameaux (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) et souligne donc l'importance de cette densité des feuilles chez les chaméphytes et des rameaux chez les bryophytes comme élément de stratégie d'adaptation à ces milieux. Une densité des feuilles plus importante est notamment susceptible d'augmenter la résistance face aux aléas climatiques, tels que le gel en période de végétation (cf. Alberdi et al., 2002) ou la rétention en eau des bryophytes (Proctor et al., 2009). Nos résultats rejoignent les compromis fonctionnels communément observés chez les chaméphytes à échelle globale dans la toundra arctique, compromis se traduisant par différentes stratégies d'investissement en ressources entre espèces conservatrices et espèces plus acquisitrices (Thomas et al., 2020), et confirment qu'ils peuvent également exister chez les bryophytes (St. Martin and Mallik, 2017; van Zuijlen et al., 2022). Les différentes stratégies fonctionnelles reflétées par ces relations entre traits peuvent être un moteur de la survie et de la coexistence dans ces communautés soumises aux conditions environnementales très rudes des éboulis froids, et pourrait permettre d'expliquer la réussite en termes d'abondance et de diversité de ces deux formes de vie (Angert et al., 2009; Ehrlich et al., 2017).

Cela montre également que des différences de modalités d'acquisition des ressources se retrouvent donc à la fois entre espèces et entre formes de vie. Parmi les chaméphytes, outre la relation négative entre SSF et TMSF, nous avons ainsi observé des relations négatives significatives entre TCF et TNF, entre SSF et TCF, ainsi qu'une relation positive entre SSF et TNF. Ces relations traduisent une grande diversité de stratégies possibles au niveau spécifique au sein de cette forme de vie pour se développer dans les éboulis froids, contrastant notamment avec les bryophytes pour lesquels seule la relation SSR/TMSR s'avère significative.

Nous avons par ailleurs observé des TNR relativement bas et très homogènes parmi les bryophytes (0.8 à 1.3 mg/g), tandis que ce trait présente une amplitude d'un ordre de grandeur trois

fois plus grand chez les chaméphytes (1.1 à 2.6 mg/g). Les amplitudes mesurées chez les chaméphytes sont cohérentes avec de précédentes observations qui montrent sur ce trait de fortes variations inter et intraspécifiques au sein des espèces sempervirentes de la toundra (Thomas et al., 2019; van Zuijlen et al., 2022; Welker et al., 2005). Ces résultats peuvent sembler plus surprenants chez les bryophytes, en raison de l'association symbiotique entre de nombreuses espèces et des cyanobactéries fixatrices de diazote (N<sub>2</sub>). Puisqu'ils stockent la majorité de l'azote ainsi fixée dans leurs tissus (Gavazov et al., 2010), les bryophytes occupent un rôle essentiel dans les cycles de l'azote et du carbone dans les écosystèmes froids. Les communautés cyanobactériennes sont cependant très spécifiques à leur espèce hôte (Ininbergs et al., 2011) et les quantités de N<sub>2</sub> ainsi fixées peuvent varier considérablement selon les espèces, raison pour laquelle nous ne nous attendions pas à des valeurs aussi homogènes chez les bryophytes. Par exemple, chez *Hylocomium splendens* et *Pleurozium schreberi* la fixation de N<sub>2</sub> répond différemment selon la température, l'intensité lumineuse, l'heure de la journée ou l'avancée dans la saison estivale (Gundale et al., 2012; Warshan et al., 2016). A l'opposée, les lichens terricoles foliacés du genre *Peltigera*, capables de fixer de grandes quantités d'azote atmosphérique grâce à leur symbiose avec des cyanobactéries, présentent la plus haute concentration en N de notre panel (2,74 mg/g), tandis que les lichens des genres *Cetraria* et *Cladonia*, dont le symbiote est une algue, affichent des concentrations en azote homogènes et proches de celles des bryophytes.

A la vue de ces résultats on peut supposer que les associations cyanobactériennes sont limitées chez les bryophytes dans les éboulis froids. La faible fixation de l'azote atmosphérique en résultant pourrait alors conduire à des stratégies d'acquisition d'azote communes aux différentes espèces à partir du substrat, de la litière et de l'eau. Des investigations complémentaires, telles que des mesures de flux d'acquisition d'azote, seraient nécessaires pour le confirmer et en comprendre les raisons précises. Il a été démontré que les dépôts d'azote atmosphérique (N inorganique : NH<sub>4</sub>-N + NO<sub>3</sub>-N et N organique dissous) sont fortement limitants pour ces associations (Salemaa et al., 2019) de même que le manque d'eau et de lumière (Lindo et al., 2013), mais il ne semble pas que ces facteurs puissent être à l'œuvre pour limiter les associations entre bryophytes et cyanobactéries dans les éboulis froids. Il est en revanche possible que leur développement soit contrarié par le froid constant régnant dans la strate muscinale. Bien que les connaissances à ce sujet demeurent limitées, plusieurs travaux pourraient appuyer cette hypothèse. Il semblerait en effet que l'optimum de température pour de telles associations se situe entre 20 et 30°C (Gundale et al., 2012; Lindo et al., 2013), et que l'activité des cyanobactéries en lien avec *Hylocomium splendens* et *Pleurozium schreberi* soit nettement plus élevée au cœur de la journée, lorsque les températures sont les plus élevées (Warshan et al., 2016). La température diurne du sol ne se réchauffant que très peu dans les éboulis froids en raison du

système de ventilation, cela pourrait empêcher le développement des symbioses cyanobactériennes, mais à notre connaissance aucune étude ne s'est intéressé à cette question jusqu'à présent. Quoi qu'il en soit, les conditions froides dans ces zones cœur d'éboulis semblent provoquer une homogénéité dans la stratégie d'accumulation des nutriments azotés et d'investissement en carbone dans les tissus photosynthétiques des bryophytes, contrairement aux lichens et aux chaméphytes.

#### 4.2. *Variation intraspécifique des traits d'espèces généralistes abondantes dans et en-dehors des îlots écologiques des éboulis froids*

Le système de ventilation refroidissant les éboulis froids instaure un filtre environnemental pilotant l'essentiel des différences de conditions environnementales avec les forêts adjacentes : température plus froides, humidité plus élevée, limitation en nutriments et baisse du pH du sol, et, du fait du nanisme des arbres, ressource lumineuse plus abondante pour les strates muscinales et arbustives (Celi et al., 2010; Gude et al., 2003; Körner and Hoch, 2006). Certaines espèces végétales sont pourtant abondantes à la fois dans la forêt adjacente et dans la zone cœur refroidie des éboulis, et ce malgré le contraste très fort entre ces de milieux. Ce sont des espèces généralement considérées comme à large amplitude écologique telles que les bryophytes *Hylocomium splendens* et *Pleurozium schreberi*, ou la chaméphyte *Vaccinium myrtillus* (Cronberg et al., 1997; Ganthaler and Mayr, 2015; Tobias and Niinemets, 2010).

La variabilité intraspécifique peut être un processus essentiel pour permettre aux espèces de persister ou de s'adapter à de telles variations de conditions environnementales, qu'elles soient temporaires ou permanentes (Jung et al, 2010, Moran et al, 2016, Siefert et al, 2015). Sur les 10 espèces étudiées, typiques des habitats forestiers environnants et présentes de façon abondante dans les zones cœur d'éboulis froids, 9 présentent effectivement une forte variabilité intraspécifique pour au moins l'un des traits mesurés. Cela suggère que la plasticité de ces traits peut être un mécanisme majeur dans la coexistence de ces espèces avec les espèces spécialistes des conditions froides dans les éboulis froids. L'ampleur de cette variabilité intraspécifique dépend par ailleurs des formes de vie, des espèces et des traits considérés. Ces réponses différentes en termes de variabilité intraspécifique, qui paraissent plutôt portées sur la compétition pour les deux chaméphytes et sur l'acquisition de ressources pour les autres espèces (bryophytes et herbacée), impliquent différentes façons de persister dans les éboulis froids pour les espèces généralistes. Elles résultent très probablement de réactions contrastées aux changements environnementaux entre zone témoin et zone cœur, en particulier la température, mais aussi l'humidité, la lumière, le sol, et les relations biotiques.



Aussi, 7 des 10 espèces étudiées présentent une variabilité intraspécifique pour les traits en lien avec l'acquisition de ressources. Alors qu'il est attendu qu'un réchauffement marqué du climat des zones froides devrait causer une évolution vers des communautés végétales plus hautes, et portées vers une plus grande acquisition de ressources se traduisant notamment par une hausse de la SSF et une baisse du TMSF (Bjorkman et al., 2018), notre étude souligne les nombreuses divergences dans les réponses fonctionnelles pouvant être observées entre les espèces d'une même communauté dans les écosystèmes froids. Nous avons ainsi observé une tendance plus conservatrice en zone cœur chez cinq espèces, avec des valeurs de SSR significativement plus basses ou de TMSR plus élevées chez les bryophytes *Dicranum sp*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Rhytidiadelphus loreus*, et de SSF plus élevées et de TMSF plus basses pour l'herbacée *Maianthemum bifolium*. Mais seuls *Maianthemum bifolium* et *Hylocomium splendens* affichent à la fois une SSF/SSR plus basse et un TMSF/TMSR plus élevé en zone cœur d'éboulis froid. Enfin, et bien qu'aucune espèce de notre panel n'affiche une stratégie clairement plus acquisitrice en zone cœur, les réponses de *Sphagnum spp* et *Pleurozium schreberi* ne permettent pas une interprétation concordante vers une stratégie bien définie, tandis que *Rhododendron ferruginum*, *Vaccinium myrtillus* et *Ptilium crista-castrensis* ne présentent pas de réponse significative sur les traits foliaires. Ces observations, qui mettent en lumière la divergence des réponses fonctionnelles selon les espèces pour les traits en lien avec l'acquisition de ressources, soulèvent plusieurs éléments d'interprétation.

Tout d'abord, il existe ainsi une variabilité interspécifique dans les stratégies de tolérance/résistance aux différents facteurs environnementaux propres aux éboulis froids. Un certain nombre d'espèces semblent effectivement adopter une stratégie plus conservatrice en zone cœur, et cela permet par exemple probablement à l'herbacée *Maianthemum bifolium* de s'installer et persister dans les éboulis froids, en limite des conditions abiotiques propices à son développement. Mais la variabilité intraspécifique que nous avons observée ne paraît pas uniquement due à une adaptation directement liée aux températures froides. Certaines espèces semblent ainsi réagir à l'ouverture du milieu et donc à une baisse de compétition pour la lumière en zone cœur d'éboulis froid. Chez *Rhododendron ferruginum* et *Vaccinium myrtillus*, les deux seules espèces de chaméphytes abondantes en zone cœur et en zone adjacente, seule la hauteur végétative, plus basse en zone cœur, présente ainsi une variabilité intraspécifique significative. La hauteur est un trait pouvant exprimer la croissance ou la compétition, notamment pour la lumière (Moles et al., 2009). L'absence de réponse des traits typiquement liés à la stratégie d'acquisition des ressources que sont la SSF, le C/N ou le TMSF suggère donc que la différence de hauteur est due au changement de contexte compétitif plutôt qu'à la croissance chez ces deux espèces. Au contraire des forêts environnantes, le nanisme des arbres et leur

faible densité dans la zone cœur des éboulis froids procure une abondante ressource lumineuse aux communautés végétales, facteur particulièrement limitant pour *Vaccinium myrtillus* et *Rhododendron ferruginum* (Malicki et al., 2019; Montané et al., 2016). De plus, la prédominance d'espèces à faible hauteur dans les éboulis froids — bryophytes, lichens, chaméphytes rampants — limite très probablement la compétition verticale au profit d'une compétition pour l'extension latérale. Ces deux espèces sont en effet capables d'émettre des rameaux rampants sous le tapis de bryophytes, émergeant jusqu'à plusieurs mètres plus loin et leur permettant de s'étendre spatialement sans reproduction sexuée (Bjedov et al., 2015; Pornon and Escaravage, 1999). Ce phénomène pourrait donc expliquer une hauteur moindre en zone cœur des éboulis froids. Néanmoins, les conditions environnementales plus contraignantes qui y règnent peuvent également participer à limiter la croissance en hauteur, comme c'est le cas pour les espèces arborées contraintes au nanisme, et ce sans forcément impacter les traits d'acquisition de ressources. Plusieurs travaux ont démontré une croissance accélérée et un allongement des rameaux de ces deux espèces en réponse à une augmentation de la température, notamment en hiver pour *Vaccinium myrtillus* et durant la saison de végétation pour *Rhododendron ferruginum* (Dawes et al., 2011; Hartley et al., 1999), ce qui pourrait aussi avoir un impact sur leur hauteur plus élevée en zone témoin.

Parmi les bryophytes les réponses sont particulièrement contrastées entre les espèces, et soulignent les difficultés à transposer le modèle d'acquisition/conservation de ressources de la flore vasculaire vers les communautés de bryophytes comme cela a précédemment été mis en lumière du fait de résultats contradictoires et difficilement interprétables en l'état actuel des connaissances (Roos et al., 2019; Stanton and Coe, 2021; van Zuijlen et al., 2022). L'une des raisons, en comparaison de la flore vasculaire, est l'importance des stratégies de conservation d'eau, facteur particulièrement limitant pour cette forme de vie. En effet, la SSR est également un trait qui favorise, lorsqu'il décroît, une meilleure conservation de l'eau au niveau individuel (Roos et al., 2019; van Zuijlen et al., 2022). Bien que cette relation reste mal comprise, cela pourrait notamment expliquer la SSR plus élevée en zone cœur chez *Pleurozium schreberi*, en réponse à l'augmentation de l'humidité dans les éboulis froids. Une récente étude suggère ainsi que la hausse des températures et de l'évapotranspiration avec la baisse de l'altitude entraîne une diminution de la SSR tandis que la capacité de rétention d'eau augmente sensiblement à l'échelle de la communauté de bryophytes (Henrique et al, 2017). Pourtant, la SSR est plus basse en zone cœur chez *Hylocomium splendens*, *Sphagnum sp* et *Rhytidiadelphus loreus*. Tandis que certaines espèces répondent essentiellement à la baisse des températures et à l'augmentation de l'humidité, il est possible qu'une augmentation de la ressource lumineuse interagisse avec ces deux facteurs différemment selon les espèces et puisse en partie expliquer ces

réponses contrastées. Il a en effet été suggéré que chez certaines bryophytes se développant dans les écosystèmes froids, telles qu'*Hylocomium splendens*, l'exclusion compétitive, l'humidité mais aussi l'intensité lumineuse sont les principaux facteurs limitants, indirectement reliés à la température (Busby et al., 1978; Greiser et al., 2021; Stewart and Mallik, 2006). D'autres investigations demeurent néanmoins nécessaires pour bien appréhender les différentes réponses fonctionnelles intraspécifiques des bryophytes que nous avons observé. Des mesures de la capacité de rétention en eau des bryophytes et d'intensité lumineuse seraient intéressantes à ce titre, de même que des investigations sur un gradient environnemental permettant des observations intermédiaires entre les conditions extrêmement froides, humides et lumineuses des éboulis froids et les forêts environnantes. Quoi qu'il en soit, et alors que de précédentes études dans la toundra arctique suggéraient que le turnover d'espèces prédomine dans la réponse fonctionnelle des bryophytes face à un réchauffement de la température au niveau communautaire, tandis que la variabilité intraspécifique n'exercerait qu'une influence limitée sur ces traits à la différence des plantes vasculaires (Roos et al., 2019; van Zuijlen et al., 2022), nos observations montrent pourtant que la variabilité intraspécifique peut être importante et très contrastée chez les bryophytes en réponse à un changement des conditions environnementales dans les milieux froids.

Concernant le C/N et le pH des rameaux, les bryophytes sont les espèces qui affichent la plus grande variabilité intraspécifique, bien que les réponses concernant le C/N apparaissent là aussi contrastées. Des mesures de pH légèrement plus élevées en zone témoin, y compris chez *Vaccinium myrtillus* et *Rhododendron ferruginum* étaient attendues puisque même si ce trait est connu pour présenter une forte variabilité entre les espèces il s'agit en partie d'un trait de réponse aux caractéristiques édaphiques (Cornelissen et al., 2006; Pérez-Harguindeguy et al., 2013), lesquelles sont supposées plus acides en zone cœur du fait d'une décomposition ralentie de la matière organique. Le C/N généralement plus élevé des bryophytes en zone cœur est également en partie une réponse probable aux caractéristiques du sol. L'hétérogénéité des réponses des bryophytes sur ce trait est possiblement, là aussi, en partie due aux symbioses cyanobactériennes, que l'on peut supposer beaucoup plus actives en zone témoin comme discuté précédemment. En revanche, le C/N très nettement plus élevé en zone témoin de *Rhytidiadelphus loreus* pose question. Cela pourrait être dû à un fonctionnement particulier à cette espèce auquel nous n'avons pu trouver d'explication, ou un défaut lors de l'analyse et nécessiterait une confirmation par des mesures complémentaires.

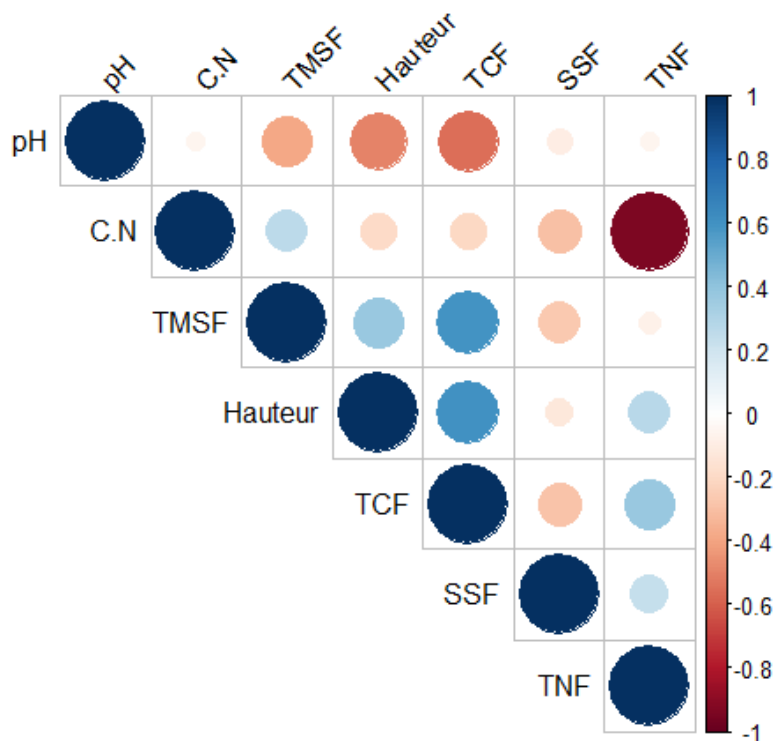
Par ailleurs, notre panel de traits essentiellement axé sur le modèle d'acquisition de ressources ne suffit certainement pas à détecter toutes les formes de réponses fonctionnelles chez ces 10 espèces

généralistes, et ce bien que nous ayons également mesuré l'absence de réponse de l'architecture morphologique chez les bryophytes (données non présentées ici). Par exemple, des traits non mesurés ont pu jouer un rôle important dans la réponse fonctionnelle de *Ptilium crista-castrensis*, très cosmopolite dans l'hémisphère nord et seule espèce pour laquelle nous n'avons pas détecté de variabilité intraspécifique. Mesurer le nombre de feuilles ou les ramifications de *Rhododendron ferruginum* et *Vaccinium myrtillus* aurait également pu s'avérer intéressant. En effet la concentration en N foliaire est en partie un trait de réponse aux caractéristiques édaphiques parmi les plantes vasculaires, à savoir la teneur en nutriment et notamment l'azote assimilable par les racines (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Le taux d'azote étant supposé relativement bas dans le sol de la zone cœur des éboulis froids, nous pouvions nous attendre à une réponse significative de ces deux espèces quant à ces traits, avec un C/N plus élevé et un TNF plus bas en zone cœur. Mais le TNF et le C/N foliaire s'avèrent similaires entre zone cœur et zone témoin. Dans une étude portant sur les effets d'un réchauffement contrôlé chez trois espèces dont *Vaccinium myrtillus*, Dawes et al. (2011) ont constaté que la teneur en azote des feuilles cessait de croître après seulement une année de réchauffement alors que le taux d'azote du sol continuait d'augmenter. Ils ont émis l'hypothèse que la quantité d'azote absorbée par les plantes était bel et bien plus élevée, mais diluée dans une biomasse de feuilles beaucoup plus importante, et donc sans conséquence mesurable sur la concentration. L'une des hypothèses possibles est donc que l'interaction des TNF et C/N foliaires avec la possible variabilité intraspécifique sur ces traits morphologiques chez *Rhododendron ferruginum* et *Vaccinium myrtillus* pourrait rendre leur variabilité des TNF et C/N foliaires indétectable dans nos observations.

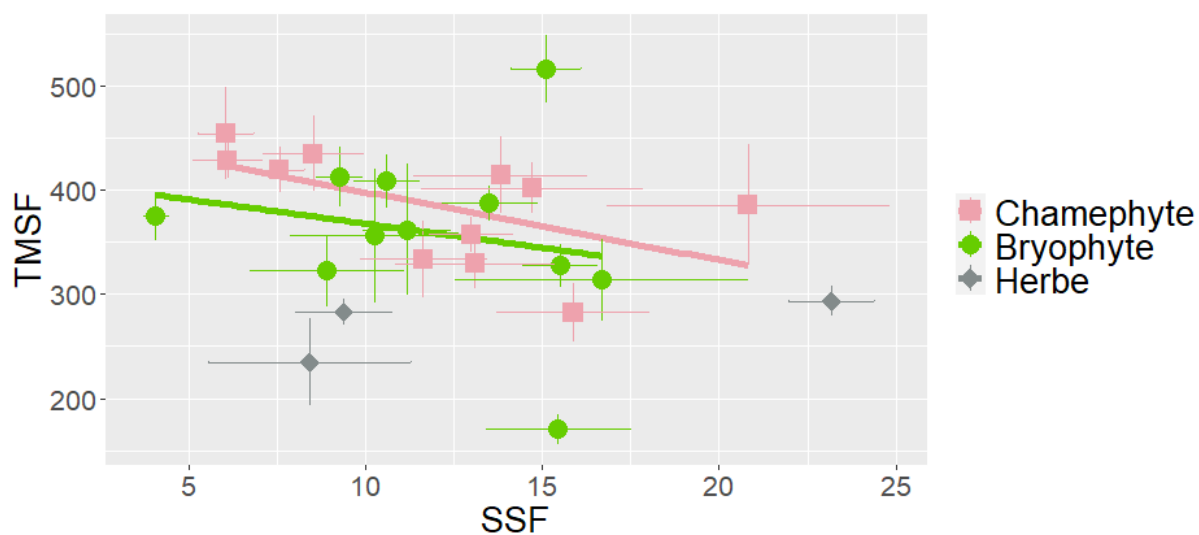
De manière générale, nos observations indiquent l'existence d'une variabilité intraspécifique significative pour la majorité des espèces généralistes étudiées, mais qui ne résulte pas systématiquement en une stratégie plus conservatrice de ressources en zone cœur d'éboulis froids. Notre étude souligne les nombreuses divergences dans les réponses fonctionnelles pouvant être observées entre les espèces d'une même communauté dans les écosystèmes froids. Ces résultats sont par ailleurs cohérents avec les travaux indiquant que la variabilité intraspécifique joue un rôle non négligeable dans l'évolution des traits fonctionnels à l'échelle des communautés sur des gradients environnementaux (Lepš et al., 2011), plus encore dans le cadre de conditions environnementales particulièrement stressantes comme la toundra arctique (e.g. Siefert et al., 2015). Ils pointent également dans le sens d'une divergence de réponses fonctionnelles face à un changement des conditions environnementales entre les formes de vie dans les écosystèmes froids (Roos et al., 2019). Dans les îlots écologiques de petites tailles des éboulis froids, dont les conditions environnementales varient considérablement à une échelle très fine, la variabilité des attributs et des stratégies

fonctionnelles que nous avons observé dans ces communautés, associée aux capacités de variabilité intraspécifique des espèces généralistes des zones forestières environnantes, apparaît comme un moteur majeur de la diversité de ces communautés et de la coexistence entre formes de vies contrastées (chaméphytes, bryophytes, lichens, herbacées) et espèces ayant des optimums écologiques très différents.

## Annexes



Annexe 1 : Matrice de corrélation entre tous les traits mesurés chez les herbes, chaméphytes et bryophytes



Annexe 2 : Relation  $TMSF \sim SSF$  moyennée par espèce et leur écart-type, en fonction des formes de vie.

## Références

- Alberdi, M., Bravo, L.A., Gutiérrez, A., Gidekel, M., Corcuera, L.J., 2002. Ecophysiology of Antarctic vascular plants. *Physiologia Plantarum* 115, 479–486. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1150401>
- Angert, A.L., Huxman, T.E., Chesson, P., Venable, D.L., 2009. Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 11641–11645. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904512106>
- Bjedov, I., Obratov–Petković, D., Mišić, D., Šiler, B., Aleksic, J.M., 2015. Genetic patterns in range-edge populations of *Vaccinium* species from the central Balkans: implications on conservation prospects and sustainable usage. *Silva Fennica* 49.
- Bjorkman, A.D., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Normand, S., Rüger, N., Beck, P.S.A., Blach-Overgaard, A., Blok, D., Cornelissen, J.H.C., Forbes, B.C., Georges, D., Goetz, S.J., Guay, K.C., Henry, G.H.R., HilleRisLambers, J., Hollister, R.D., Karger, D.N., Kattge, J., Manning, P., Prevéy, J.S., Rixen, C., Schaepman-Strub, G., Thomas, H.J.D., Vellend, M., Wilmking, M., Wipf, S., Carbognani, M., Hermanutz, L., Lévesque, E., Molau, U., Petraglia, A., Soudzilovskaia, N.A., Spasojevic, M.J., Tomaselli, M., Vowles, T., Alatalo, J.M., Alexander, H.D., Anadon-Rosell, A., Angers-Blondin, S., Beest, M. te, Berner, L., Björk, R.G., Buchwal, A., Buras, A., Christie, K., Cooper, E.J., Dullinger, S., Elberling, B., Eskelinen, A., Frei, E.R., Grau, O., Grogan, P., Hallinger, M., Harper, K.A., Heijmans, M.M.P.D., Hudson, J., Hülber, K., Iturrate-García, M., Iversen, C.M., Jaroszynska, F., Johnstone, J.F., Jørgensen, R.H., Kaarlejärvi, E., Klady, R., Kuleza, S., Kulonen, A., Lamarque, L.J., Lantz, T., Little, C.J., Speed, J.D.M., Michelsen, A., Milbau, A., Nabe-Nielsen, J., Nielsen, S.S., Ninot, J.M., Oberbauer, S.F., Olofsson, J., Onipchenko, V.G., Rumpf, S.B., Semenchuk, P., Shetti, R., Collier, L.S., Street, L.E., Suding, K.N., Tape, K.D., Trant, A., Treier, U.A., Tremblay, J.-P., Tremblay, M., Venn, S., Weijers, S., Zamin, T., Boulanger-Lapointe, N., Gould, W.A., Hik, D.S., Hofgaard, A., Jónsdóttir, I.S., Jorgenson, J., Klein, J., Magnusson, B., Tweedie, C., Wookey, P.A., Bahn, M., Blonder, B., van Bodegom, P.M., Bond-Lamberty, B., Campetella, G., Cerabolini, B.E.L., Chapin, F.S., Cornwell, W.K., Craine, J., Dainese, M., de Vries, F.T., Díaz, S., Enquist, B.J., Green, W., Milla, R., Niinemets, Ü., Onoda, Y., Ordoñez, J.C., Ozinga, W.A., Penuelas, J., Poorter, H., Poschlod, P., Reich, P.B., Sandel, B., Schamp, B., Sheremetev, S., Weiher, E., 2018. Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature* 562, 57–62. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0563-7>
- Busby, J.R., Bliss, L.C., Hamilton, C.D., 1978. Microclimate Control of Growth Rates and Habitats of the Boreal Forest Mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens*. *Ecological Monographs* 48, 95–110. <https://doi.org/10.2307/2937294>
- Celi, L., Rosso, F., Freppaz, M., Agnelli, A., Zanini, E., 2010. Soil Organic Matter Characteristics in Sporadic Permafrost-affected Environment (Creux du Van, Switzerland). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42, 1–8. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-42.1.1>

- Chagnon, C., Boudreau, S., 2019. Shrub canopy induces a decline in lichen abundance and diversity in Nunavik (Québec, Canada). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 51, 521–532. <https://doi.org/10.1080/15230430.2019.1688751>
- Cornelissen, J.H.C., Lang, S.I., Soudzilovskaia, N.A., During, H.J., 2007. Comparative Cryptogam Ecology: A Review of Bryophyte and Lichen Traits that Drive Biogeochemistry. *Annals of Botany* 99, 987–1001. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm030>
- Cornelissen, J.H.C., Quested, H.M., van Logtestijn, R.S.P., Pérez-Harguindeguy, N., Gwynn-Jones, D., Díaz, S., Callaghan, T.V., Press, M.C., Aerts, R., 2006. Foliar pH as a new plant trait: can it explain variation in foliar chemistry and carbon cycling processes among subarctic plant species and types? *Oecologia* 147, 315–326. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0269-z>
- Cronberg, N., Molau, U., Sonesson, M., 1997. Genetic variation in the clonal bryophyte *Hylocomium splendens* at hierarchical geographical scales in Scandinavia. *Heredity* 78, 293–301. <https://doi.org/10.1038/hdy.1997.44>
- Dawes, M.A., Hagedorn, F., Zumbunn, T., Handa, I.T., Hättenschwiler, S., Wipf, S., Rixen, C., 2011. Growth and community responses of alpine dwarf shrubs to in situ CO<sub>2</sub> enrichment and soil warming. *New Phytologist* 191, 806–818. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03722>
- Ehrlich, E., Becks, L., Gaedke, U., 2017. Trait-fitness relationships determine how trade-off shapes affect species coexistence. *Ecology* 98, 3188–3198. <https://doi.org/10.1002/ecy.2047>
- Elmendorf, S.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Björk, R.G., Bjorkman, A.D., Callaghan, T.V., Collier, L.S., Cooper, E.J., Cornelissen, J.H.C., Day, T.A., Fosaa, A.M., Gould, W.A., Grétarsdóttir, J., Harte, J., Hermanutz, L., Hik, D.S., Hofgaard, A., Jarrad, F., Jónsdóttir, I.S., Keuper, F., Klanderud, K., Klein, J.A., Koh, S., Kudo, G., Lang, S.I., Loewen, V., May, J.L., Mercado, J., Michelsen, A., Molau, U., Myers-Smith, I.H., Oberbauer, S.F., Pieper, S., Post, E., Rixen, C., Robinson, C.H., Schmidt, N.M., Shaver, G.R., Stenström, A., Tolvanen, A., Totland, Ø., Troxler, T., Wahren, C.-H., Webber, P.J., Welker, J.M., Wookey, P.A., 2012a. Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters* 15, 164–175. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01716>
- Elmendorf, S.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Björk, R.G., Boulanger-Lapointe, N., Cooper, E.J., Cornelissen, J.H.C., Day, T.A., Dorrepaal, E., Elumeeva, T.G., Gill, M., Gould, W.A., Harte, J., Hik, D.S., Hofgaard, A., Johnson, D.R., Johnstone, J.F., Jónsdóttir, I.S., Jorgenson, J.C., Klanderud, K., Klein, J.A., Koh, S., Kudo, G., Lara, M., Lévesque, E., Magnússon, B., May, J.L., Mercado-Díaz, J.A., Michelsen, A., Molau, U., Myers-Smith, I.H., Oberbauer, S.F., Onipchenko, V.G., Rixen, C., Martin Schmidt, N., Shaver, G.R., Spasojevic, M.J., Þórhallsdóttir, Þ.E., Tolvanen, A., Troxler, T., Tweedie, C.E., Villareal, S., Wahren, C.-H., Walker, X., Webber, P.J., Welker, J.M., Wipf, S., 2012b. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Clim Change* 2, 453–457. <https://doi.org/10.1038/nclimate1465>
- Elumeeva, T.G., Soudzilovskaia, N.A., During, H.J., Cornelissen, J.H.C., 2011. The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species. *Journal of Vegetation Science* 22, 152–164.



- Eskelinen, A., Kaarlejärvi, E., Olofsson, J., 2017. Herbivory and nutrient limitation protect warming tundra from lowland species' invasion and diversity loss. *Global Change Biology* 23, 245–255. <https://doi.org/10.1111/gcb.13397>
- Fraser, L., Garris, H., Carlyle, C., 2016. Predicting plant trait similarity along environmental gradients. *Plant Ecology* 217. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0628-3>
- Ganthaler, A., Mayr, S., 2015. Dwarf shrub hydraulics: two *Vaccinium* species (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*) of the European Alps compared. *Physiologia Plantarum* 155, 424–434. <https://doi.org/10.1111/ppl.12333>
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001. A Standardized Protocol for the Determination of Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content. *Functional Ecology* 15, 688–695.
- Gavazov, K.S., Soudzilovskaia, N.A., van Logtestijn, R.S.P., Braster, M., Cornelissen, J.H.C., 2010. Isotopic analysis of cyanobacterial nitrogen fixation associated with subarctic lichen and bryophyte species. *Plant and Soil* 333, 507–517. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0374-6>
- Gorné, L.D., Díaz, S., Minden, V., Onoda, Y., Kramer, K., Muir, C., Michaletz, S.T., Lavorel, S., Sharpe, J., Jansen, S., Slot, M., Chacon, E., Boenisch, G., 2020. The acquisitive–conservative axis of leaf trait variation emerges even in homogeneous environments. *Ann Bot* 129, 709–722. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa198>
- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Alonso, J.L.B., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Calzado, M.R.F., Kazakis, G., Krajči, J., Larsson, P., Mallaun, M., Michelsen, O., Moiseev, D., Moiseev, P., Molau, U., Merzouki, A., Nagy, L., Nakhutsrishvili, G., Pedersen, B., Pelino, G., Puscas, M., Rossi, G., Stanisci, A., Theurillat, J.-P., Tomaselli, M., Villar, L., Vittoz, P., Vogiatzakis, I., Grabherr, G., 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2, nclimate1329. <https://doi.org/10.1038/nclimate1329>
- Greiser, C., Ehrlén, J., Luoto, M., Meineri, E., Merinero, S., Willman, B., Hylander, K., 2021. Warm range margin of boreal bryophytes and lichens not directly limited by temperatures. *Journal of Ecology* 109, 3724–3736. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13750>
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Gude, M., Dietrich, S., Mausbacher, R., Hauck, C., Molenda, R., Ruzicka, V., Zacharda, M., 2003. Probable occurrence of sporadic permafrost in non-alpine scree slopes in Central Europe, in: Phillips, M., Springman, S.M., Arenson, L.U. (Eds.), *Proceedings 8th International Conference on Permafrost*. Presented at the 8th International Conference on Permafrost, A a Balkema Publishers, Zürich, pp. 331–336.
- Gundale, M.J., Nilsson, M., Bansal, S., Jäderlund, A., 2012. The interactive effects of temperature and light on biological nitrogen fixation in boreal forests. *New Phytologist* 194, 453–463. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04071>
- Hartley, A.E., Neill, C., Melillo, J.M., Crabtree, R., Bowles, F.P., 1999. Plant Performance and Soil Nitrogen Mineralization in Response to Simulated Climate Change in Subarctic Dwarf Shrub Heath. *Oikos* 86, 331–343. <https://doi.org/10.2307/3546450>

- Ininbergs, K., Bay, G., Rasmussen, U., Wardle, D.A., Nilsson, M.-C., 2011. Composition and diversity of nifH genes of nitrogen-fixing cyanobacteria associated with boreal forest feather mosses. *New Phytologist* 192, 507–517. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03809>
- Kemppinen, J., Niittynen, P., le Roux, P.C., Momberg, M., Happonen, K., Aalto, J., Rautakoski, H., Enquist, B.J., Vandvik, V., Halbritter, A.H., Maitner, B., Luoto, M., 2021. Consistent trait–environment relationships within and across tundra plant communities. *Nat Ecol Evol* 5, 458–467. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01396-1>
- Kergunteuil, A., Descombes, P., Glauser, G., Pellissier, L., Rasmann, S., 2018. Plant physical and chemical defence variation along elevation gradients: a functional trait-based approach. *Oecologia* 187, 561–571. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4162>
- Körner, C., Hoch, G., 2006. A Test of Treeline Theory on a Montane Permafrost Island. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38, 113–119. <https://doi.org/10.1657/1523-0430>
- Kranner, I., Beckett, R., Hochman, A., Iii, T.H.N., 2008. Desiccation-Tolerance in Lichens: A Review. *bryo* 111, 576–593. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-111.4.576>
- Laiolo, P., Obeso, J.R., 2017. Life-History Responses to the Altitudinal Gradient, in: *High Mountain Conservation in a Changing World, Advances in Global Change Research*. Springer International Publishing, pp. 253–283.
- Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P., Doležal, J., 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* 34, 856–863. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06904>
- Lindo, Z., Gonzalez, A., 2010. The Bryosphere: An Integral and Influential Component of the Earth's Biosphere. *Ecosystems* 13, 612–627. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9336-3>
- Lindo, Z., Nilsson, M.-C., Gundale, M.J., 2013. Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change. *Glob Change Biol* 19, 2022–2035. <https://doi.org/10.1111/gcb.12175>
- Malicki, M., Pusz, W., Ronikier, M., Suchan, T., 2019. Population characteristics, habitat, and conservation status of *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae), a glacial relict new to Poland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 88. <https://doi.org/10.5586/asbp.3634>
- Maliniemi, T., Kapfer, J., Saccone, P., Skog, A., Virtanen, R., 2018. Long-term vegetation changes of treeless heath communities in northern Fennoscandia: Links to climate change trends and reindeer grazing. *Journal of Vegetation Science* 29, 469–479. <https://doi.org/10.1111/jvs.12630>
- Molau, U., 1993. Relationships between Flowering Phenology and Life History Strategies in Tundra Plants. *Arctic and Alpine Research* 25, 391–402. <https://doi.org/10.1080/00040851.1993.12003025>
- Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E., Pitman, A., Hemmings, F.A., Leishman, M.R., 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* 97, 923–932. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01526>

- Montané, F., Guixé, D., Camprodon, J., 2016. Canopy cover and understory composition determine abundance of *Vaccinium myrtillus* L., a key plant for capercaillie (*Tetrao urogallus*), in subalpine forests in the Pyrenees. *Plant Ecology & Diversity* 9, 187–198. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1180562>
- Moor, H., Hylander, K., Norberg, J., 2015. Predicting climate change effects on wetland ecosystem services using species distribution modeling and plant functional traits. *AMBIO* 44, 113–126. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0593-9>
- Morard, S., Delaloye, R., Dorthe, J., 2008. Seasonal thermal regime of a mid-latitude ventilated debris accumulation, in: *Proceedings of the 9th International Conference on Permafrost*, Fairbanks, Alaska. pp. 1233–1238.
- Myers-Smith, I.H., Hik, D.S., 2018. Climate warming as a driver of tundra shrubline advance. *Journal of Ecology* 106, 547–560. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12817>
- Patiño, J., Vanderpoorten, A., 2018. Bryophyte Biogeography. *Critical Reviews in Plant Sciences* 37, 175–209. <https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1482444>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., Vos, A.C. de, Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Steege, H. ter, Heijden, M.G.A. van der, Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Poorter, H., Garnier, E., 2007. Ecological Significance of Inherent Variation in Relative Growth Rate and Its Components, in: *Functional Plant Ecology*. CRC Press.
- Pornon, A., Escaravage, N., 1999. Genotypic structure in clonal *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae) populations: Origin and maintenance. *Plant Ecology* 141, 145–150. <https://doi.org/10.1023/A:1009836830616>
- Proctor, M., Oliver, M., Wood, A., Alpert, P., Stark, L., Cleavitt, N., Mishler, B., 2009. Desiccation-tolerance in bryophytes: A review. *The Bryologist* 110, 595–621. <https://doi.org/10.1639/0007-2745>
- Read, Q.D., Moorhead, L.C., Swenson, N.G., Bailey, J.K., Sanders, N.J., 2014. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology* 28, 37–45. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12162>
- Reich, P.B., Oleksyn, J., 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *PNAS* 101, 11001–11006. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403588101>
- Roos, R.E., van Zuijlen, K., Birkemoe, T., Klanderud, K., Lang, S.I., Bokhorst, S., Wardle, D.A., Asplund, J., 2019. Contrasting drivers of community-level trait variation for vascular plants, lichens and bryophytes across an elevational gradient. *Functional Ecology* 33, 2430–2446. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13454>

- Růžička, V., Zacharda, M., Němcová, L., Šmilauer, P., Nekola, J.C., 2012. Periglacial microclimate in low-altitude scree slopes supports relict biodiversity. *Journal of Natural History* 46, 2145–2157. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.707248>
- Salemaa, M., Lindroos, A.-J., Merilä, P., Mäkipää, R., Smolander, A., 2019. N<sub>2</sub> fixation associated with the bryophyte layer is suppressed by low levels of nitrogen deposition in boreal forests. *Science of The Total Environment* 653, 995–1004. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.364>
- Shiple, B., Vu, T.-T., 2002. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist* 153, 359–364. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00320.x>
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M.V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L.D.S., Fonseca, C.R., Freschet, G.T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S.W., Kichenin, E., Kraft, N.J.B., Lagerström, A., Bagousse-Pinguet, Y.L., Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J.McC., Peltzer, D.A., Pérez-Ramos, I.M., Pillar, V.D., Prentice, H.C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B.S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M.T., Vandewalle, M., Wardle, D.A., 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18, 1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ele.12508>
- Soudzilovskaia, N.A., Elumeeva, T.G., Onipchenko, V.G., Shidakov, I.I., Salpagarova, F.S., Khubiev, A.B., Tekeev, D.K., Cornelissen, J.H.C., 2013. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 18180–18184. <https://doi.org/10.1073/pnas.1310700110>
- St. Martin, P., Mallik, A.U., 2017. The status of non-vascular plants in trait-based ecosystem function studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 27, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.04.002>
- Stanton, D.E., Coe, K.K., 2021. 500 million years of charted territory: functional ecological traits in bryophytes. *Bryophyte Diversity and Evolution* 43, 234–252. <https://doi.org/10.11646/bde.43.1.17>
- Stewart, K.J., Mallik, A.U., 2006. Bryophyte Responses to Microclimatic Edge Effects Across Riparian Buffers. *Ecological Applications* 16, 1474–1486. <https://doi.org/10.1890/1051-0761>
- Sundqvist, M.K., Sanders, N.J., Wardle, D.A., 2013. Community and Ecosystem Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 44, 261–280. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750>
- Thomas, H.J.D., Bjorkman, A.D., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Kattge, J., Diaz, S., Vellend, M., Blok, D., Cornelissen, J.H.C., Forbes, B.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Normand, S., Prevéy, J.S., Rixen, C., Schaepman-Strub, G., Wilmking, M., Wipf, S., Cornwell, W.K., Beck, P.S.A., Georges, D., Goetz, S.J., Guay, K.C., Rüger, N., Soudzilovskaia, N.A., Spasojevic, M.J., Alatalo, J.M., Alexander, H.D., Anadon-Rosell, A., Angers-Blondin, S., te Beest, M., Berner, L.T., Björk, R.G., Buchwal, A., Buras, A., Carbognani, M., Christie, K.S., Collier, L.S., Cooper, E.J., Elberling, B., Eskelinen, A., Frei, E.R., Grau, O., Grogan, P., Hallinger, M., Heijmans, M.M.P.D., Hermanutz, L., Hudson, J.M.G., Johnstone, J.F., Hülber, K., Iturrate-Garcia, M., Iversen, C.M., Jaroszynska, F.,

- Kaarlejarvi, E., Kulonen, A., Lamarque, L.J., Lantz, T.C., Lévesque, E., Little, C.J., Michelsen, A., Milbau, A., Nabe-Nielsen, J., Nielsen, S.S., Ninot, J.M., Oberbauer, S.F., Olofsson, J., Onipchenko, V.G., Petraglia, A., Rumpf, S.B., Shetti, R., Speed, J.D.M., Suding, K.N., Tape, K.D., Tomaselli, M., Trant, A.J., Treier, U.A., Tremblay, M., Venn, S.E., Vowles, T., Weijers, S., Wookey, P.A., Zamin, T.J., Bahn, M., Blonder, B., van Bodegom, P.M., Bond-Lamberty, B., Campetella, G., Cerabolini, B.E.L., Chapin, F.S., Craine, J.M., Dainese, M., Green, W.A., Jansen, S., Kleyer, M., Manning, P., Niinemets, Ü., Onoda, Y., Ozinga, W.A., Peñuelas, J., Poschlod, P., Reich, P.B., Sandel, B., Schamp, B.S., Sheremetiev, S.N., de Vries, F.T., 2020. Global plant trait relationships extend to the climatic extremes of the tundra biome. *Nat Commun* 11, 1351. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15014-4>
- Thomas, H.J.D., Myers-Smith, I.H., Bjorkman, A.D., Elmendorf, S.C., Blok, D., Cornelissen, J.H.C., Forbes, B.C., Hollister, R.D., Normand, S., Prevéy, J.S., Rixen, C., Schaepman-Strub, G., Wilmking, M., Wipf, S., Cornwell, W.K., Kattge, J., Goetz, S.J., Guay, K.C., Alatalo, J.M., Anadon-Rosell, A., Angers-Blondin, S., Berner, L.T., Björk, R.G., Buchwal, A., Buras, A., Carbognani, M., Christie, K., Siegwart Collier, L., Cooper, E.J., Eskelinen, A., Frei, E.R., Grau, O., Grogan, P., Hallinger, M., Heijmans, M.M.P.D., Hermanutz, L., Hudson, J.M.G., Hülber, K., Iturrate-Garcia, M., Iversen, C.M., Jaroszynska, F., Johnstone, J.F., Kaarlejärvi, E., Kulonen, A., Lamarque, L.J., Lévesque, E., Little, C.J., Michelsen, A., Milbau, A., Nabe-Nielsen, J., Nielsen, S.S., Ninot, J.M., Oberbauer, S.F., Olofsson, J., Onipchenko, V.G., Petraglia, A., Rumpf, S.B., Semenchuk, P.R., Soudzilovskaia, N.A., Spasojevic, M.J., Speed, J.D.M., Tape, K.D., te Beest, M., Tomaselli, M., Trant, A., Treier, U.A., Venn, S., Vowles, T., Weijers, S., Zamin, T., Atkin, O.K., Bahn, M., Blonder, B., Campetella, G., Cerabolini, B.E.L., Chapin III, F.S., Dainese, M., de Vries, F.T., Díaz, S., Green, W., Jackson, R.B., Manning, P., Niinemets, Ü., Ozinga, W.A., Peñuelas, J., Reich, P.B., Schamp, B., Sheremetiev, S., van Bodegom, P.M., 2019. Traditional plant functional groups explain variation in economic but not size-related traits across the tundra biome. *Global Ecology and Biogeography* 28, 78–95. <https://doi.org/10.1111/geb.12783>
- Tobias, M., Niinemets, Ü., 2010. Acclimation of photosynthetic characteristics of the moss *Pleurozium schreberi* to among-habitat and within-canopy light gradients. *Plant Biology* 12, 743–754. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00285>
- Turetsky, M.R., Bond-Lamberty, B., Euskirchen, E., Talbot, J., Frohking, S., McGuire, A.D., Tuittila, E.-S., 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems: Tansley review. *New Phytologist* 196, 49–67. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254>
- van Zuijlen, K., Klanderud, K., Dahle, O.S., Hasvik, Å., Knutsen, M.S., Olsen, S.L., Sundsbø, S., Asplund, J., 2022. Community-level functional traits of alpine vascular plants, bryophytes, and lichens after long-term experimental warming. *Arctic Science* 8, 843–857. <https://doi.org/10.1139/as-2020-0007>
- Warshan, D., Bay, G., Nahar, N., Wardle, D.A., Nilsson, M.-C., Rasmussen, U., 2016. Seasonal variation in nifH abundance and expression of cyanobacterial communities associated with boreal feather mosses. *ISME J* 10, 2198–2208. <https://doi.org/10.1038/ismej.2016.17>
- Welker, J.M., Fahnestock, J.T., Sullivan, P.F., Chimner, R.A., 2005. Leaf mineral nutrition of Arctic plants in response to warming and deeper snow in northern Alaska. *Oikos* 109, 167–177. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13264>

Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Groom, P.K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C.H., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Warton, D.I., Westoby, M., 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography* 14, 411–421. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2005.00172>

---

## Discussion générale

---

## *1. Une variabilité des processus écologiques à différentes échelles dans les éboulis froids*

Cette thèse s'est inscrite dans une démarche exploratoire, focalisée sur les processus écologiques à l'œuvre dans différents éboulis froids et visant à s'affranchir des limites posées par les quelques travaux précédents portant sur leur îlot écologique. Ces études, certes très intéressantes et souvent originales, n'ont jusqu'à présent analysé les processus écologiques que d'un seul site pour la majorité d'entre elles (e.g. Bertinelli et al., 1993; Cassagne et al., 2008; Celi et al., 2010; Körner and Hoch, 2006; Růžička et al., 2012). Les très rares études relatant l'îlot écologique de plusieurs éboulis froids se sont essentiellement concentrées sur une approche très descriptive de la composition taxonomique (Wakui et al., 2017), ou, plus souvent, reposaient sur des observations peu détaillées parallèlement à l'investigation du système de ventilation (e.g. Kneisel et al., 2015; Růžička et al., 2015).

Le principal apport de ce travail est de mettre en lumière, de manière générale dans ces îlots écologiques, et parallèlement à la confirmation d'une composition taxonomique variée mais globalement proche des milieux boréo-alpins, la variabilité importante des dynamiques pédologiques et de la structure des communautés végétales entre et parmi les éboulis froids, sur le plan de la structure spatiale et des traits fonctionnels des espèces.

Ce qui paraît très intéressant dans nos observations, c'est que cette variabilité se retrouve à trois échelles de lecture :

(1) Le contexte environnemental propre à chaque site induit de nombreuses différences en termes de dynamiques pédologiques et de taxonomie à l'échelle des éboulis froids d'une région comme les Alpes du Nord françaises.

(2) A l'échelle de l'îlot écologique induit par la zone froide de l'éboulis, différents secteurs de quelques dizaines à centaines de m<sup>2</sup> liés à l'intensité du système de ventilation interne et ses répercussions sur le pédoclimat de l'éboulis peuvent former une mosaïque de communautés plus ou moins adaptées aux conditions froides.

(3) Au sein du secteur le plus froid, les relations biotiques, en particulier les stratégies de colonisation et de compétition des espèces, interagissant possiblement avec la variété des conditions abiotiques à échelle très fine dues à la microtopographie complexe des éboulis, structurent les communautés végétales spatialement ce qui résulte en des patches d'une dimension de l'ordre de quelques dizaines de centimètres où coexistent espèces spécialistes et généralistes, dont les traits foliaires et spatiaux peuvent être très variés.



Notre travail s'est focalisé sur les échelles (1) et (3), bien que l'étude des traits fonctionnels puisse également amener des éléments de réflexion sur les stratégies d'adaptation des espèces dans le secteur le plus froid de l'éboulis (2) (voir Chapitre 3). Il montre que des patterns de structuration spatiale et de stratégie fonctionnelle des espèces et des formes de vie identifiés à l'échelle très fine (3) se reflètent sur tous les sites (1) malgré les contrastes entre les contextes environnementaux des éboulis froids qui impliquent une variété taxonomique et de dynamiques pédologiques importante. En particulier, les formes de vie dont la dominance par les bryophytes et les chaméphytes est commune à tous les sites ont permis de détecter ces stratégies et leur variété à l'œuvre sur l'ensemble des éboulis froids étudiés indépendamment de la variété taxonomique observée. Cela implique que l'approche par les formes de vie, qui induisent des caractéristiques physiologiques, morphologiques et évolutives communes entre les espèces qui les composent est intéressante pour étudier les processus écologiques et les stratégies d'adaptation des espèces dans des milieux hétérogènes à différentes échelles tels que les éboulis froid (e.g. Murray et al, 2002).

Dans les écosystèmes dont les conditions abiotiques sont très contraignantes, l'hétérogénéité spatiale de la structure des communautés induisant une grande variabilité de leurs composantes taxonomiques et fonctionnelles à des échelles variées est un phénomène couramment observé dans les massifs montagneux (e.g. Stark et al, 2017). Une telle hétérogénéité conduit donc à une plus grande diversité fonctionnelle, laquelle peut favoriser la stabilité des écosystèmes et des fonctions qu'ils assurent (e.g. Díaz & Cabido, 2001). L'utilisation des éboulis froids comme modèle biologique peut donc s'avérer pertinente pour étudier les processus en lien avec cette hétérogénéité, comme nous l'avons vu dans ce travail. Il serait à ce titre intéressant d'étendre les approches que nous avons développé au grain spatial intermédiaire (2) reflétant les différents secteurs composant l'ensemble de la zone refroidie par le système de ventilation. Dans les éboulis froids l'hétérogénéité à cette échelle semble en effet très variable entre les sites, certains présentant clairement différents secteurs dont l'intensité du refroidissement semble fluctuante dans la zone inférieure de l'éboulis (Combe Obscure, Malentraz et La Croix 1 et La Croix 3 notamment) et d'autres où la zone refroidie paraît plus homogène (Pellafol, 3 Ruisseaux). Etudier les effets de l'hétérogénéité à cette échelle sur les traits fonctionnels pondérés des communautés et la variabilité intraspécifique des espèces présentes dans l'ensemble de la zone froide, y compris cette fois-ci les espèces plus spécialisées, et ce entre éboulis froids où elle semble très importante et d'autres beaucoup plus limitée, serait à ce titre particulièrement intéressant et permettrait de faire le pont entre les échelles fines et beaucoup plus larges abordées dans ce travail (voir à ce propos Chave, 2013; Denny and Benedetti-Cecchi, 2012). Un tel panorama reprenant les approches développées dans cette thèse sur un grain spatial très fin (3), au niveau du grain

intermédiaire (2) permettrait notamment de mieux comprendre l'apport de diversité spécifique et fonctionnelle des éboulis froids à l'échelle du versant et à l'échelle régionale.

## *2. Un chaînon manquant : le couplage spatial et fonctionnel entre le sol et les plantes dans les éboulis froids.*

L'une des suites qui sera apportée à ce travail sera l'approfondissement de l'étude des relations sol-plante, d'un point de vue spatial et fonctionnel, dans les éboulis froids. En effet, notre approche à partir des formes d'humus (Chapitre 1) comporte un certain nombre de limites propres à cet indicateur très synthétique du fonctionnement du sol. Entre autres choses, les formes d'humus ne peuvent capter les relations sol-plante à une échelle suffisamment fine pour analyser l'impact du sol sur les mécanismes de coexistence des espèces végétales, qui peut être considérable en particulier dans les milieux très contraignants (Crawford et al., 2019; Lekberg et al., 2018). Ils sont également insuffisants pour appréhender les interactions fonctionnelles entre ces deux composantes, telles que l'impact désormais bien identifié des traits fonctionnels foliaires en lien avec l'acquisition de ressources sur la décomposition de la litière (Cornwell et al., 2008). Qui plus est, la décomposition des bryophytes est plus lente que celle des plantes vasculaires, tandis qu'elle est très dépendante des espèces chez les lichens notamment en raison de la variété de leurs relations symbiotiques (Lang et al., 2009). L'approche par les formes d'humus est donc intéressante pour observer les principales dynamiques pédologiques entre plusieurs éboulis froids dont les contextes environnementaux sont contrastés, mais ne permet pas d'explorer plus en avant ces sujets.

L'un des enjeux de la recherche sur les relations sol-plante porte aujourd'hui sur le possible découplage entre ces deux compartiments face au réchauffement climatique. En effet, à très court terme, la modification du contexte abiotique est supposée influencer en premier lieu sur les individus (modification de l'activité, du métabolisme, du comportement et de la phénologie), sans modifier, du moins dans un premier temps, la structure des communautés. À moyen terme (quelques années à quelques dizaines d'années), cette réponse à l'échelle individuelle devrait mener à un réassemblage des communautés (modification de l'abondance et du recouvrement des espèces) en surface et dans le sol. Enfin, à plus long terme (plusieurs décennies voire possiblement plusieurs siècles dans certains milieux à forte contrainte abiotique), cette réponse sur le plan individuel puis communautaire devrait

mener à l'implantation et à la disparition de nouvelles espèces dans les écosystèmes à large échelle (voir à ce sujet Bardgett et al., 2013).

La mesure dans laquelle ces modifications s'effectuent de manière symétrique dans les compartiments sol et végétation, ou, au contraire, dissociée, ainsi que leurs conséquences, demeure cependant mal appréhendée. La sensibilité des communautés pédofaunistiques aux événements climatiques extrêmes (sécheresse, gel, forte chaleur), supposés s'intensifier avec les changements climatiques, est ainsi connue pour être plus fortes que parmi les communautés végétales, induisant une plus grande mortalité (Bardgett and Wardle, 2010). La réorganisation des écosystèmes qui se met en place sur une grande partie de la planète est censée favoriser un découplage des compartiments sol et végétation du fait de la variété de réponses des différentes communautés aux changements climatiques. Cette probable dissociation pourrait s'avérer d'autant plus importante si les espèces végétales et la pédofaune diffèrent de par leurs interactions avec les autres communautés de l'écosystème, par exemple du fait de l'herbivorie ou des associations mycorhiziennes (Bardgett et al., 2013).

A ce titre, deux travaux sont en cours de réalisation et feront suite à cette thèse. Le premier vise à déterminer l'autocorrélation spatiale à échelle très fine entre l'abondance relative des espèces et des formes de vie végétales, et les caractéristiques de la matière organique du sol analysées par spectroscopie infrarouge. Pour ce faire nous avons prélevé des échantillons de sol dans 10 des carrés de 10\*10cm dans chacun des 28 quadrats mis en place pour les relevés de végétation réalisés en vue du Chapitre 2 de cette thèse. Ce travail permettra ainsi d'analyser le couplage spatial – ou son absence – entre le sol et la végétation dans les éboulis froids, là encore à l'échelle des espèces et des formes de vie. En fonction des résultats, il apportera notamment des pistes de réflexion sur les mécanismes à l'œuvre entre l'hétérogénéité spatiale du sol à échelle très fine et la structure spatiale de la végétation que nous avons analysé dans ce travail. Cela permettra également de s'intéresser au lien entre les traits fonctionnels foliaires des espèces dominantes que nous avons mesuré dans le Chapitre 3, et la matière organique du sol sous-jacent (e.g. Cornwell et al., 2008). Cette étude devrait donc permettre d'obtenir un éclairage aujourd'hui manquant sur les relations entre le sol et les plantes dans les éboulis froids, et leur lien éventuel avec les contextes environnementaux contrastés des sites explorés dans le présent travail.

Deuxièmement, nous avons mis en place une manipulation de décomposition des litières basée sur la méthode des *litter bag*, en prenant plusieurs facteurs biotiques et abiotiques en considération tout en utilisant une litière calibrée. Le but est ici de tester l'éventuelle influence sur la

décomposition des litières des organismes du sol associés avec les formes de vie que sont les bryophytes et les chaméphytes sur le gradient pédoclimatique entre les éboulis froids et les zones témoin. En effet les communautés pédofaunistiques sont associées à la communauté végétale sus-jacente (le « *Home-field advantage* ») notamment car elles se spécialisent dans la décomposition des différents éléments qui composent la litière (e.g. Ayres et al, 2009; Perez et al, 2013). Si un découplage devait s'opérer entre les compartiments sol et végétation du fait d'un bouleversement plus rapide des communautés végétales que des communautés pédofaunistiques, ces dernières pourraient ne plus être adaptées à la décomposition de certains composés de la litière nouvellement induit par la redistribution des communautés végétales (Bardgett and van der Putten, 2014; Bardgett and Wardle, 2010). Dans cette optique nous avons sélectionné les sites de 3 Ruisseaux (Belledonne, 38, roche-mère siliceuse), Pellafol (Dévoluy, 38, calcaire sénonien) ainsi que La Croix 1 et La Croix 3 (Vanoise, 73, Quartzite), et les zones témoins associées utilisées dans le Chapitre 3 de cette thèse, ce qui permet de tester à la fois l'effet site notamment en lien avec la roche-mère, et l'effet des conditions abiotiques propres aux éboulis froids, en particulier la température. Nous avons également, dans les zones témoin et cœur d'éboulis, disposé des *litter bag* sous des communautés végétales dominées par les bryophytes et par des chaméphytes afin de tester l'impact de la végétation et des communautés pédofaunistiques qui leur sont associées sur la décomposition de la litière. Enfin, et toujours dans cet objectif, nous avons utilisé trois mailles différentes pour les *litter bag*, afin de filtrer l'accessibilité de la litière calibrée en fonction des communautés pédofaunistiques. Ainsi nous pouvons tester l'effet sur la décomposition de la microfaune uniquement (maille très fine), la micro et la mésofaune (maille intermédiaire), et enfin l'ensemble des communauté pédofaunistiques du sol (maille large) (e.g. Bokhorst and Wardle, 2013; Frouz et al., 2015; Lecerf, 2017). Au total, avec cinq répliques par combinaison testée nous avons utilisé 240 *litter bag* pour cette manipulation. Cette expérimentation se servira donc des éboulis froids comme modèle biologique pour étudier la décomposition de la litière en fonction : du contexte environnemental propre à chaque site ; du gradient pédoclimatique entre zone cœur et zone témoin ; de la forme de vie dominante de la végétation ; des différentes communautés pédofaunistiques. Elle s'inscrit dans le contexte de l'étude du couplage sol-végétation dans le cadre du réchauffement climatique, avec l'intention de tester les effet à la fois abiotiques (température, roche-mère) et biotiques sur la décomposition des litières.

### *3. Implications de ce travail pour le rôle de microrefuge des éboulis froids*

Les expérimentations que nous avons réalisées, centrées sur les processus écologiques à l'œuvre dans de multiples éboulis froids, permettent d'apporter quelques pistes de réflexion sur leur rôle de microrefuge froid face au réchauffement climatique. Nos observations confirment leur rôle potentiel de microrefuge froid sur deux principaux aspects, en lien avec les trois échelles de lecture évoquées précédemment.

Le premier, déjà étayé par plusieurs études portant sur le sujet, est que de par la stabilité de leur système de refroidissement, de nombreuses espèces azonales, adaptées à des environnements plus froids que ceux qui les entourent trouvent aujourd'hui refuge dans les éboulis froids, ce qui leur permet de maintenir des populations isolées et ce potentiellement, au moins sur certains sites, depuis les dernières glaciations (Růžička et al., 2012; Shimokawabe et al., 2016). En raison de la variété des contextes environnementaux sur le plan biotique et abiotique, et des facteurs stochastiques impactant la sélection des espèces (Kraft et al., 2015), la composition taxonomique des communautés est très variable entre les sites à l'échelle régionale, comme déjà rapporté auparavant (Wakui et al., 2017). Dans nos observations les nombreuses espèces cryophiles présentes dans les éboulis froids ne sont finalement que rarement très abondantes au sein de la zone froide, bien que pouvant être dominantes à l'échelle très fine (Chapitre 2). Mais à l'échelle régionale, et en combinaison d'autres microrefuges, les éboulis froids peuvent ainsi grandement participer à la diversité Beta comparé aux autres écosystèmes (e.g. Barton et al., 2013) et à la diversité génétique des espèces susceptibles de s'y réfugier (e.g. Malanson et al., 2015; Shimokawabe et al., 2016). En cela ils peuvent jouer un rôle très important pour que des populations puissent s'y réfugier et potentiellement se disperser si les conditions environnementales alentours leurs redevenaient favorables (e.g. Rull, 2009).

Mais ce qui est également intéressant parmi les éléments que nous avons pu mettre en avant, c'est la variété des stratégies spatiales et fonctionnelles des espèces présentes dans les éboulis froids. Cette variété démontre que ces milieux sont aptes à permettre à des espèces dont les compromis fonctionnels (espèces plus acquiescentes/conservatrices ; Chapitre 3) ou les modes de colonisation ou de stratégie de compétition différents (Chapitre 2) de s'y développer, ce qui promeut la coexistence d'espèces et de formes de vie diverses, entre espèces spécialistes et généralistes. A ce titre le rôle de la microtopographie induite par les blocs de l'éboulis, en complément du système de ventilation, est susceptible de promouvoir l'hétérogénéité des conditions à la fois biotique et abiotique à échelle très fine. Cette hétérogénéité remarquable à la fois à l'échelle très fine et à l'échelle de l'éboulis constitue

probablement une originalité des éboulis froids en comparaison des autres microrefuges susceptibles d'être présents dans l'étage montagnard des Alpes, tels que ceux en lien avec les inversions de température (e.g. Gentili et al., 2015; Pastore et al., 2022). Cette hétérogénéité est par ailleurs très favorable aux lichens et au bryophytes se développant dans les écosystèmes nordiques, et explique probablement pour bonne partie leur richesse dans ces milieux. Ces deux formes de vie et leur diversité sont en effet limitées essentiellement par l'exclusion compétitive des plantes vasculaires indirectement liée à l'augmentation de la température dans les forêts boréales, en plus de l'éventuel manque d'humidité, de lumière, et, concernant les lichens, l'herbivorie (Cornelissen et al., 2007; Elmendorf et al., 2012b; Greiser et al., 2021; Lang et al., 2012).

Alors que les microrefuges sont, en biogéographie, le plus souvent abordés au niveau spécifique (e.g. Hannah et al., 2014), le concept des *Small Natural Features* (SNF) pourrait permettre d'aborder les microrefuges sous l'angle des fonctions assurées par leur écosystème. À l'instar des *keystone species*, dont l'importance écologique est considérable et disproportionnée vis-à-vis de leur faible biomasse et/ou abondance (Johnson et al., 2017), le concept de SNF s'applique aux écosystèmes dont l'importance, relativement à leur petite taille, est très grande à l'échelle du paysage (Hunter, 2017). Les éboulis froids, comme tout microrefuge, jouent un rôle important pour la conservation de la diversité des espèces et peuvent participer à limiter le déclin de nombreuses populations (Keppel et al., 2015; Rull, 2009), ce qui leur confère une grande importance comparativement à leur taille. Mais ils abritent donc également des communautés végétales composées de formes de vie particulièrement abondantes comparativement aux milieux environnants, à savoir les bryophytes et les lichens. Ceux-ci influencent de nombreuses fonctions assurées par les écosystèmes, par exemple les cycles du carbone et des nutriments et plus globalement le recyclage de la matière organique, ou encore la régulation de l'humidité du sol (Cornelissen et al., 2007; Turetsky et al., 2012). Il s'agit-là également d'un angle d'approche qui pourrait être intéressant d'explorer dans de futures recherches, en tentant d'évaluer l'importance de l'îlot écologique des éboulis froids en termes de services écosystémiques fournis à l'échelle des versants dans lesquels ils se situent ainsi qu'à l'échelle régionale en combinaison avec d'autres microrefuges.

Enfin, on peut se demander quelle pourra être leur stabilité et leur rôle à jouer à moyen et long terme. En effet le réchauffement du macroclimat pourrait mettre à mal le système de ventilation des éboulis froids, qui est essentiellement assuré par les températures hivernales qui permettent de recharger le « réservoir de froid » de l'éboulis (Morard, 2011). On peut donc s'attendre à ce qu'au-delà d'un certain seuil de réchauffement, le système de refroidissement s'atténuera voire s'arrêtera. Il a

été suggéré que le système de ventilation pourrait résister jusqu'à un réchauffement du macroclimat de l'ordre de 2 à 4°C sur des éboulis froids situés en Chine (Niu et al., 2016) et en République Tchèque (Růžička et al., 2015). L'atteinte de ce seuil au cours du siècle dépendra de la quantité de gaz à effet rejetés par les sociétés humaines, notamment dans les Alpes où le réchauffement est plus rapide en moyenne que sur la majeure partie de la planète (IPCC, 2021). Quoi qu'il en soit on sait aujourd'hui que des systèmes de ventilation dont le fonctionnement est similaire sont présents à haute altitude dans certaines formations poreuses (Delaloye and Lambiel, 2005). Avec la remontée des étages de végétation en altitude du fait du réchauffement, il semble donc probable que de nouveaux éboulis froids puissent être découverts à plus haute altitude, et pouvant permettre, comme ceux aujourd'hui de l'étage montagnard, de maintenir des températures estivales équivalentes à celles observées 500 à 1000 m d'altitude plus haut à exposition égale (Körner and Hoch, 2006). En fonction du réchauffement climatique à venir, les microrefuges constitués par les éboulis froids actuels pourraient au moins pour partie disparaître, constituant ainsi des *holdouts* voire des *stepping stones* (*sensu* Hannah et al., 2014). Il est en revanche probable qu'ils puissent agir en tant que microrefuges froids stables sur long terme une fois le macroclimat stabilisé, mais à plus haute altitude, dans des sites encore non identifiés. Les enjeux de conservation autour des éboulis froids et plus globalement des microrefuges froids passent donc dès à présent par la recherche et l'identification de ces sites potentiels (Keppel et al., 2012; Morelli et al., 2016).

---

## Bibliographie générale

---



- Adler, P.B., Lauenroth, W.K., 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in Colorado shortgrass steppe. *Applied Vegetation Science* 3, 213–222. <https://doi.org/10.2307/1479000>
- Alados, C.L., Saiz, H., Gartzia, M., Nuche, P., Escós, J., Navarro, T., Pueyo, Y., 2017. Plant–plant interactions scale up to produce vegetation spatial patterns: the influence of long- and short-term process. *Ecosphere* 8, e01915. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1915>
- Alberdi, M., Bravo, L.A., Gutiérrez, A., Gidekel, M., Corcuera, L.J., 2002. Ecophysiology of Antarctic vascular plants. *Physiologia Plantarum* 115, 479–486. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1150401>
- Amarasekare, P., 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6, 1109–1122. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00530.x>
- Angert, A.L., Huxman, T.E., Chesson, P., Venable, D.L., 2009. Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 11641–11645. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904512106>
- Armitage, D.W., Jones, S.E., 2020. Coexistence barriers confine the poleward range of a globally distributed plant. *Ecol. Lett.* 23, 1838–1848. <https://doi.org/10.1111/ele.13612>
- Artz, R.R.E., Chapman, S.J., Jean Robertson, A.H., Potts, J.M., Laggoun-Défarge, F., Gogo, S., Comont, L., Disnar, J.-R., Francez, A.-J., 2008. FTIR spectroscopy can be used as a screening tool for organic matter quality in regenerating cutover peatlands. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 515–527. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.019>
- Asta, J., Orry, F., Toutain, F., Souchier, B., Villemin, G., 2001. Micromorphological and ultrastructural investigations of the lichen–soil interface. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 323–337. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00143-7](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00143-7)
- Bardgett, R.D., Manning, P., Morriën, E., De Vries, F.T., 2013. Hierarchical responses of plant–soil interactions to climate change: consequences for the global carbon cycle. *J Ecol* 101, 334–343. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12043>
- Bardgett, R.D., van der Putten, W.H., 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515, 505–511. <https://doi.org/10.1038/nature13855>
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A., 2010. *Aboveground-Belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change*. Oxford University Press.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth’s sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Bates, J.W., 1998. Is “Life-Form” a Useful Concept in Bryophyte Ecology? *Oikos* 82, 223–237. <https://doi.org/10.2307/3546962>
- Bates, J.W., 1988. The effect of shoot spacing on the growth and branch development of the moss *Rhytidiadelphus triquetrus*. *New Phytologist* 109, 499–504. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb03726>
- Bátori, Z., Lőrinczi, G., Tölgyesi, C., Módra, G., Juhász, O., Aguilon, D.J., Vojtkó, A., Valkó, O., Deák, B., Erdős, L., Maák, I.E., 2020. Karstic Microrefugia Host Functionally Specific Ant Assemblages. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8.

- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol Lett* 15, 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736>
- Benot, M.-L., Bittebiere, A.-K., Ernoult, A., Clément, B., Mony, C., 2013b. Fine-scale spatial patterns in grassland communities depend on species clonal dispersal ability and interactions with neighbours. *Journal of Ecology* 101, 626–636. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12066>
- Bensetitti, F., Herard-Logereau, K., Van Es, J., Balmain, C., 2004. Cahiers d'habitats » Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 5 - Habitats rocheux., Cahiers d'habitats Natura 2000.
- Berdugo, M., Soliveres, S., Kéfi, S., Maestre, F.T., 2019. The interplay between facilitation and habitat type drives spatial vegetation patterns in global drylands. *Ecography* 42, 755–767. <https://doi.org/10.1111/ecog.03795>
- Berdugo, M.B., Quant, J.M., Wason, J.W., Dovciak, M., 2018. Latitudinal patterns and environmental drivers of moss layer cover in extratropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 27, 1213–1224. <https://doi.org/10.1111/geb.12778>
- Bertinelli, F., Petitcolas, V., 1992. Etude du site de Combe Obscure (Drôme). Proposition de mesures de protection (arrêté de biotope). Conseil général de la Drôme & Université Joseph Fourier Grenoble.
- Bertinelli, F., Petitcolas, V., Asta, J., Richard, L., Souchier, B., 1993. Relations dynamiques entre la végétation et le sol sur éboulis froid dans les Alpes françaises méridionales. *Revue d'Ecologie Alpine* 2, 93–104.
- Bjedov, I., Obratov–Petković, D., Mišić, D., Šiler, B., Aleksic, J.M., 2015. Genetic patterns in range-edge populations of *Vaccinium* species from the central Balkans: implications on conservation prospects and sustainable usage. *Silva Fennica* 49.
- Bjorkman, A.D., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Normand, S., Rüger, N., Beck, P.S.A., Blach-Overgaard, A., Blok, D., Cornelissen, J.H.C., Forbes, B.C., Georges, D., Goetz, S.J., Guay, K.C., Henry, G.H.R., HilleRisLambers, J., Hollister, R.D., Karger, D.N., Kattge, J., Manning, P., Prevéy, J.S., Rixen, C., Schaepman-Strub, G., Thomas, H.J.D., Vellend, M., Wilmking, M., Wipf, S., Carbonegani, M., Hermanutz, L., Lévesque, E., Molau, U., Petraglia, A., Soudzilovskaia, N.A., Spasojevic, M.J., Tomaselli, M., Vowles, T., Alatalo, J.M., Alexander, H.D., Anadon-Rosell, A., Angers-Blondin, S., Beest, M. te, Berner, L., Björk, R.G., Buchwal, A., Buras, A., Christie, K., Cooper, E.J., Dullinger, S., Elberling, B., Eskelinen, A., Frei, E.R., Grau, O., Grogan, P., Hallinger, M., Harper, K.A., Heijmans, M.M.P.D., Hudson, J., Hülber, K., Iturrate-Garcia, M., Iversen, C.M., Jaroszynska, F., Johnstone, J.F., Jørgensen, R.H., Kaarlejärvi, E., Klady, R., Kuleza, S., Kulonen, A., Lamarque, L.J., Lantz, T., Little, C.J., Speed, J.D.M., Michelsen, A., Milbau, A., Nabe-Nielsen, J., Nielsen, S.S., Ninot, J.M., Oberbauer, S.F., Olofsson, J., Onipchenko, V.G., Rumpf, S.B., Semenchuk, P., Shetti, R., Collier, L.S., Street, L.E., Suding, K.N., Tape, K.D., Trant, A., Treier, U.A., Tremblay, J.-P., Tremblay, M., Venn, S., Weijers, S., Zamin, T., Boulanger-Lapointe, N., Gould, W.A., Hik, D.S., Hofgaard, A., Jónsdóttir, I.S., Jorgenson, J., Klein, J., Magnusson, B., Tweedie, C., Wookey, P.A., Bahn, M., Blonder, B., van Bodegom, P.M., Bond-Lamberty, B., Campetella, G., Cerabolini, B.E.L., Chapin, F.S., Cornwell, W.K., Craine, J., Dainese, M., de Vries, F.T., Díaz, S., Enquist, B.J., Green, W., Milla, R., Niinemets, Ü., Onoda, Y., Ordoñez, J.C., Ozinga, W.A., Penuelas, J., Poorter, H., Poschlod, P., Reich, P.B., Sandel, B., Schamp, B., Sheremetev, S., Weiher, E., 2018. Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature* 562, 57–62. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0563-7>

- Bokhorst, S., Wardle, D.A., 2013. Microclimate within litter bags of different mesh size: Implications for the 'arthropod effect' on litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 58, 147–152. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.12.001>
- Bolker, B.M., Pacala, S.W., Neuhauser, C., 2003. Spatial Dynamics in Model Plant Communities: What Do We Really Know? *The American Naturalist* 162, 135–148. <https://doi.org/10.1086/376575>
- Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S.M., Botta-Dukát, Z., Chytrý, M., Field, R., Jansen, F., Kattge, J., Pillar, V.D., Schrod, F., Mahecha, M.D., Peet, R.K., Sandel, B., van Bodegom, P., Altman, J., Alvarez-Dávila, E., Arfin Khan, M.A.S., Attorre, F., Aubin, I., Baraloto, C., Barroso, J.G., Bauters, M., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bjorkman, A.D., Blonder, B., Čarni, A., Cayuela, L., Černý, T., Cornelissen, J.H.C., Craven, D., Dainese, M., Derroire, G., De Sanctis, M., Díaz, S., Doležal, J., Farfan-Rios, W., Feldpausch, T.R., Fenton, N.J., Garnier, E., Guerin, G.R., Gutiérrez, A.G., Haider, S., Hattab, T., Henry, G., Hérault, B., Higuchi, P., Hölzel, N., Homeier, J., Jentsch, A., Jürgens, N., Kački, Z., Karger, D.N., Kessler, M., Kleyer, M., Knollová, I., Korolyuk, A.Y., Kühn, I., Laughlin, D.C., Lens, F., Loos, J., Louault, F., Lyubenova, M.I., Malhi, Y., Marcenò, C., Mencuccini, M., Müller, J.V., Munzinger, J., Myers-Smith, I.H., Neill, D.A., Niinemets, Ü., Orwin, K.H., Ozinga, W.A., Penuelas, J., Pérez-Haase, A., Petřík, P., Phillips, O.L., Pärtel, M., Reich, P.B., Römermann, C., Rodrigues, A.V., Sabatini, F.M., Sardans, J., Schmidt, M., Seidler, G., Silva Espejo, J.E., Silveira, M., Smyth, A., Sporbert, M., Svenning, J.-C., Tang, Z., Thomas, R., Tsiripidis, I., Vassilev, K., Violle, C., Virtanen, R., Weiher, E., Welk, E., Wesche, K., Winter, M., Wirth, C., Jandt, U., 2018. Global trait–environment relationships of plant communities. *Nat Ecol Evol* 2, 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>
- Busby, J.R., Bliss, L.C., Hamilton, C.D., 1978. Microclimate Control of Growth Rates and Habitats of the Boreal Forest Mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens*. *Ecological Monographs* 48, 95–110. <https://doi.org/10.2307/2937294>
- Callaghan, T.V., 1987. Plant Population Processes in Arctic and Boreal Regions. *Ecological Bulletins* 58–68.
- Cassagne, N., Spiegelberger, T., Cécillon, L., Juvy, B., Brun, J.-J., 2008a. The impact of soil temperature increase on organic matter and faunal properties in a frozen calcareous scree in the French Alps. *Geoderma* 146, 239–247. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.05.028>
- Cassagne, N., Spiegelberger, T., Cécillon, L., Juvy, B., Brun, J.-J., 2008b. The impact of soil temperature increase on organic matter and faunal properties in a frozen calcareous scree in the French Alps. *Geoderma* 146, 239–247. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.05.028>
- Cécillon, L., 2009. Quels indicateurs pour évaluer la qualité de sols forestiers soumis à des contraintes environnementales fortes? (Thèse de doctorat). Université Joseph Fourier, Grenoble.
- Cécillon, L., Certini, G., Lange, H., Forte, C., Strand, L.T., 2012. Spectral fingerprinting of soil organic matter composition. *Organic Geochemistry* 46, 127–136. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2012.02.006>
- Cécillon, L., de Mello, N.A., De Danieli, S., Brun, J.-J., 2010. Soil macroaggregate dynamics in a mountain spatial climate gradient. *Biogeochemistry* 97, 31–43.
- Celi, L., Rosso, F., Freppaz, M., Agnelli, A., Zanini, E., 2010. Soil Organic Matter Characteristics in Sporadic Permafrost-affected Environment (Creux du Van, Switzerland). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42, 1–8. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-42.1.1>
- Cerfonteyn, M.E., Le, P.C.R., Van, B.J.V., Born, C., 2011. Cryptic spatial aggregation of the cushion plant *Azorella selago* (Apiaceae) revealed by a multilocus molecular approach suggests frequent

- intraspecific facilitation under sub-Antarctic conditions. *American Journal of Botany* 98, 909–914. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000460>
- Chagnon, C., Boudreau, S., 2019. Shrub canopy induces a decline in lichen abundance and diversity in Nunavik (Québec, Canada). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 51, 521–532. <https://doi.org/10.1080/15230430.2019.1688751>
- Chao, A., Chiu, C.-H., Jost, L., 2014. Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill Numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 45, 297–324. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>
- Chave, J., 2013. The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology Letters* 16, 4–16. <https://doi.org/10.1111/ele.12048>
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., Thomas, C.D., 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* 333, 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Clark, J.S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G.A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E.W., Webb, T., Wyckoff, P., 1998. Reid's Paradox of Rapid Plant Migration. *BioScience* 48, 13–24. <https://doi.org/10.2307/1313224>
- Cornelissen, J.H.C., Lang, S.I., Soudzilovskaia, N.A., During, H.J., 2007. Comparative Cryptogam Ecology: A Review of Bryophyte and Lichen Traits that Drive Biogeochemistry. *Annals of Botany* 99, 987–1001. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm030>
- Cornelissen, J.H.C., Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Grime, J.P., Marzano, B., Cabido, M., Vendramini, F., Cerabolini, B., 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143, 191–200. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00430>
- Cornelissen, J.H.C., Quested, H.M., van Logtestijn, R.S.P., Pérez-Harguindeguy, N., Gwynn-Jones, D., Díaz, S., Callaghan, T.V., Press, M.C., Aerts, R., 2006. Foliar pH as a new plant trait: can it explain variation in foliar chemistry and carbon cycling processes among subarctic plant species and types? *Oecologia* 147, 315–326. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0269>
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H.M., Santiago, L.S., Wardle, D.A., Wright, I.J., Aerts, R., Allison, S.D., Van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T.V., Díaz, S., Garnier, E., Gurvich, D.E., Kazakou, E., Klein, J.A., Read, J., Reich, P.B., Soudzilovskaia, N.A., Vaieretti, M.V., Westoby, M., 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11, 1065–1071. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219>
- Corona, C., Stoffel, M., Lopez Saez, J., 2021. Contrasted effects of climate change on low-altitude relict *Pinus uncinata* stands in the Northern French Alps. *Euro-Mediterr J Environ Integr* 6, 72. <https://doi.org/10.1007/s41207-021-00280-5>
- Crawford, K.M., Bauer, J.T., Comita, L.S., Eppinga, M.B., Johnson, D.J., Mangan, S.A., Queenborough, S.A., Strand, A.E., Suding, K.N., Umbanhowar, J., Bever, J.D., 2019. When and where plant-soil feedback may promote plant coexistence: a meta-analysis. *Ecology Letters* 22, 1274–1284. <https://doi.org/10.1111/ele.13278>

- Cronberg, N., Molau, U., Sonesson, M., 1997. Genetic variation in the clonal bryophyte *Hylocomium splendens* at hierarchical geographical scales in Scandinavia. *Heredity* 78, 293–301. <https://doi.org/10.1038/hdy.1997.44>
- Dawes, M.A., Hagedorn, F., Zumbrunn, T., Handa, I.T., Hättenschwiler, S., Wipf, S., Rixen, C., 2011. Growth and community responses of alpine dwarf shrubs to in situ CO<sub>2</sub> enrichment and soil warming. *New Phytologist* 191, 806–818. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03722.x>
- Deák, B., Kovács, B., Rádai, Z., Apostolova, I., Kelemen, A., Kiss, R., Lukács, K., Palpurina, S., Sopotlieva, D., Báthori, F., Valkó, O., 2021. Linking environmental heterogeneity and plant diversity: The ecological role of small natural features in homogeneous landscapes. *Science of The Total Environment* 763, 144199. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144199>
- Delaloye, R., Lambiel, C., 2005. Evidence of winter ascending air circulation throughout talus slopes and rock glaciers situated in the lower belt of alpine discontinuous permafrost (Swiss Alps). *Norsk Geografisk Tidsskrift - Norwegian Journal of Geography* 59, 194–203. <https://doi.org/10.1080/00291950510020673>
- Delaloye, R., Reynard, E., Lambiel, C., Marescot, L., Monnet, R., 2003b. Thermal anomaly in a cold scree slope (Creux du Van, Switzerland), in: Phillips, M., Springman, S.M., Arenson, L.U. (Eds.), *Proceedings of the 8th International Conference on Permafrost*. Presented at the 8th International Conference on Permafrost, A a Balkema Publishers, Zürich, pp. 175–180.
- Deleglise, C. (2011). *Hétérogénéité spatiale des composantes spécifiques et fonctionnelles des communautés prairiales subalpines dans un contexte de déprise pastorale* (Doctoral dissertation, Université de Grenoble).
- Deléglise, C., Loucougaray, G., Alard, D., 2011a. Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 22, 402–413. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01277>
- Deléglise, C., Loucougaray, G., Alard, D., 2011b. Effects of grazing exclusion on the spatial variability of subalpine plant communities: A multiscale approach. *Basic and Applied Ecology* 12, 609–619. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.08.006>
- Denny, M., Benedetti-Cecchi, L., 2012. Scaling Up in Ecology: Mechanistic Approaches. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43, 1–22. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145103>
- Dickinson, Y., Norton, D.A., 2011. Divergent small-scale spatial patterns in New Zealand's short tussock grasslands. *New Zealand Journal of Ecology* 35, 76–82.
- Dobrowski, S.Z., 2011. A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate: A CLIMATIC BASIS FOR MICROREFUGIA. *Global Change Biology* 17, 1022–1035. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02263>
- Dorthe, J., Abbet, D., Delaloye, R., 2010. Air circulation and cooling effect through artificial screes : a preliminary case study (Fribourg, Switzerland). Presented at the 3rd European Conference on Permafrost (EUCOP III), Svalbard, Norway, p. 1.
- Doust, L.L., 1981. Population Dynamics and Local Specialization in a Clonal Perennial (*Ranunculus Repens*): I. The Dynamics of Ramets in Contrasting Habitats. *Journal of Ecology* 69, 743–755. <https://doi.org/10.2307/2259633>

- Dray, S., 2011. A New Perspective about Moran's Coefficient: Spatial Autocorrelation as a Linear Regression Problem. *Moran. Geographical Analysis* 43, 127–141. <https://doi.org/10.1111/j.1538-4632.2011.00811>
- Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N.E., Guisan, A., Willner, W., Plutzer, C., Leitner, M., Mang, T., Caccianiga, M., Dirnböck, T., Ertl, S., Fischer, A., Lenoir, J., Svenning, J.-C., Psomas, A., Schmatz, D.R., Silc, U., Vittoz, P., Hülber, K., 2012. Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Clim. Change* 2, 619–622. <https://doi.org/10.1038/nclimate1514>
- During, H.J., Lloret, F., 2001. The species-pool hypothesis from a bryological perspective. *Folia Geobot* 36, 63–70. <https://doi.org/10.1007/BF02803139>
- During, H.J., van Tooren, B.F., 1987. Recent developments in bryophyte population ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 2, 89–93. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(87\)90164-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(87)90164-9)
- Ehrlich, E., Becks, L., Gaedke, U., 2017. Trait-fitness relationships determine how trade-off shapes affect species coexistence. *Ecology* 98, 3188–3198. <https://doi.org/10.1002/ecy.2047>
- Elmendorf, S.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Björk, R.G., Bjorkman, A.D., Callaghan, T.V., Collier, L.S., Cooper, E.J., Cornelissen, J.H.C., Day, T.A., Fosaa, A.M., Gould, W.A., Grétarsdóttir, J., Harte, J., Hermanutz, L., Hik, D.S., Hofgaard, A., Jarrad, F., Jónsdóttir, I.S., Keuper, F., Klanderud, K., Klein, J.A., Koh, S., Kudo, G., Lang, S.I., Loewen, V., May, J.L., Mercado, J., Michelsen, A., Molau, U., Myers-Smith, I.H., Oberbauer, S.F., Pieper, S., Post, E., Rixen, C., Robinson, C.H., Schmidt, N.M., Shaver, G.R., Stenström, A., Tolvanen, A., Totland, Ø., Troxler, T., Wahren, C.-H., Webber, P.J., Welker, J.M., Wookey, P.A., 2012a. Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters* 15, 164–175. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01716>
- Elmendorf, S.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Björk, R.G., Boulanger-Lapointe, N., Cooper, E.J., Cornelissen, J.H.C., Day, T.A., Dorrepaal, E., Elumeeva, T.G., Gill, M., Gould, W.A., Harte, J., Hik, D.S., Hofgaard, A., Johnson, D.R., Johnstone, J.F., Jónsdóttir, I.S., Jorgenson, J.C., Klanderud, K., Klein, J.A., Koh, S., Kudo, G., Lara, M., Lévesque, E., Magnússon, B., May, J.L., Mercado-Díaz, J.A., Michelsen, A., Molau, U., Myers-Smith, I.H., Oberbauer, S.F., Onipchenko, V.G., Rixen, C., Martin Schmidt, N., Shaver, G.R., Spasojevic, M.J., Þórhallsdóttir, Þ.E., Tolvanen, A., Troxler, T., Tweedie, C.E., Villareal, S., Wahren, C.-H., Walker, X., Webber, P.J., Welker, J.M., Wipf, S., 2012b. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Clim Change* 2, 453–457. <https://doi.org/10.1038/nclimate1465>
- Elumeeva, T.G., Soudzilovskaia, N.A., During, H.J., Cornelissen, J.H.C., 2011. The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species. *Journal of Vegetation Science* 22, 152–164.
- Enquist, B.J., Norberg, J., Bonser, S.P., Violle, C., Webb, C.T., Henderson, A., Sloat, L.L., Savage, V.M., 2015. Chapter Nine - Scaling from Traits to Ecosystems: Developing a General Trait Driver Theory via Integrating Trait-Based and Metabolic Scaling Theories, in: Pawar, S., Woodward, G., Dell, A.I. (Eds.), *Advances in Ecological Research, Trait-Based Ecology - From Structure to Function*. Academic Press, pp. 249–318. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2015.02.001>
- Eriksson, O., Fröberg, H., 1996. "Windows of opportunity" for recruitment in long-lived clonal plants: experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs. *Can. J. Bot.* 74, 1369–1374. <https://doi.org/10.1139/b96-166>

- Eskelinen, A., Kaarlejärvi, E., Olofsson, J., 2017. Herbivory and nutrient limitation protect warming tundra from lowland species' invasion and diversity loss. *Global Change Biology* 23, 245–255. <https://doi.org/10.1111/gcb.13397>
- Ettema, C.H., Wardle, D.A., 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 177–183. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02496-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02496-5)
- Fangliang, H., Legendre, P., LaFrankie, J.V., 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8, 105–114. <https://doi.org/10.2307/3237248>
- Fraser, L., Garris, H., Carlyle, C., 2016. Predicting plant trait similarity along environmental gradients. *Plant Ecology* 217. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0628-3>
- Freeman, B.G., Lee-Yaw, J.A., Sunday, J.M., Hargreaves, A.L., 2018. Expanding, shifting and shrinking: The impact of global warming on species' elevational distributions. *Global Ecology and Biogeography* 27, 1268–1276. <https://doi.org/10.1111/geb.12774>
- Frego, K.A., Carleton, T.J., 1995. Microsite conditions and spatial pattern in a boreal bryophyte community. *Can. J. Bot.* 73, 544–551. <https://doi.org/10.1139/b95-056>
- Frey, W., Kürschner, H., 2011. Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance in bryophytes. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206, 173–184. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.04.020>
- Frouz, J., Roubíčková, A., Heděnc, P., Tajovský, K., 2015. Do soil fauna really hasten litter decomposition? A meta-analysis of enclosure studies. *European Journal of Soil Biology* 68, 18–24. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.03.002>
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D.C., Sutton-Grier, A.E., Williams, L., Wright, J., 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol Rev* 92, 1156–1173. <https://doi.org/10.1111/brv.12275>
- Gądek, B., 2012. Debris slopes ventilation in the periglacial zone of the Tatra Mountains (Poland and Slovakia): The indicators. *Cold Regions Science and Technology* 74–75, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.coldregions.2012.01.007>
- Ganthaler, A., Mayr, S., 2015. Dwarf shrub hydraulics: two *Vaccinium* species (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*) of the European Alps compared. *Physiologia Plantarum* 155, 424–434. <https://doi.org/10.1111/ppl.12333>
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001. A Standardized Protocol for the Determination of Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content. *Functional Ecology* 15, 688–695.
- Gavazov, K.S., Soudzilovskaia, N.A., van Logtestijn, R.S.P., Braster, M., Cornelissen, J.H.C., 2010. Isotopic analysis of cyanobacterial nitrogen fixation associated with subarctic lichen and bryophyte species. *Plant and Soil* 333, 507–517. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0374-6>
- Gentili, R., Baroni, C., Caccianiga, M., Armiraglio, S., Ghiani, A., Citterio, S., 2015. Potential warm-stage microrefugia for alpine plants: Feedback between geomorphological and biological processes. *Ecological Complexity* 21, 87–99. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.11.006>
- Gobat, J.-M., Aragno, M., Matthey, W., 2010. *Le sol vivant: bases de pédologie, biologie des sols*. PPUR Presses polytechniques.

- Gorbunov, A.P., Marchenko, S.S., Seversky, E.V., 2004. The thermal environment of blocky materials in the mountains of Central Asia. *Permafrost Periglac. Process.* 15, 95–98. <https://doi.org/10.1002/ppp.478>
- Gornall, J.L., Woodin, S.J., Jónsdóttir, I.S., van der Wal, R., 2011. Balancing positive and negative plant interactions: how mosses structure vascular plant communities. *Oecologia* 166, 769–782. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1911-6>
- Gorné, L.D., Díaz, S., Minden, V., Onoda, Y., Kramer, K., Muir, C., Michaletz, S.T., Lavorel, S., Sharpe, J., Jansen, S., Slot, M., Chacon, E., Boenisch, G., 2020. The acquisitive–conservative axis of leaf trait variation emerges even in homogeneous environments. *Ann Bot* 129, 709–722. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa198>
- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Alonso, J.L.B., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Calzado, M.R.F., Kazakis, G., Krajčí, J., Larsson, P., Mallaun, M., Michelsen, O., Moiseev, D., Moiseev, P., Molau, U., Merzouki, A., Nagy, L., Nakhutsrishvili, G., Pedersen, B., Pelino, G., Puscas, M., Rossi, G., Stanisci, A., Theurillat, J.-P., Tomaselli, M., Villar, L., Vittoz, P., Vogiatzakis, I., Grabherr, G., 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2, nclimate1329. <https://doi.org/10.1038/nclimate1329>
- Greiser, C., Ehrlén, J., Luoto, M., Meineri, E., Merinero, S., Willman, B., Hylander, K., 2021. Warm range margin of boreal bryophytes and lichens not directly limited by temperatures. *Journal of Ecology* 109, 3724–3736. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13750>
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306>
- Gude, M., Dietrich, S., Mausbacher, R., Hauck, C., Molenda, R., Ruzicka, V., Zacharda, M., 2003. Probable occurrence of sporadic permafrost in non-alpine scree slopes in Central Europe, in: Phillips, M., Springman, S.M., Arenson, L.U. (Eds.), *Proceedings 8th International Conference on Permafrost*. A a Balkema Publishers, Zürich, pp. 331–336.
- Gundale, M.J., Nilsson, M., Bansal, S., Jäderlund, A., 2012. The interactive effects of temperature and light on biological nitrogen fixation in boreal forests. *New Phytologist* 194, 453–463. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04071.x>
- Hampe, A., Jump, A., 2011. Climate Relicts: Past, Present, Future. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 42, 313–333. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145015>
- Hannah, L., Flint, L., Syphard, A.D., Moritz, M.A., Buckley, L.B., McCullough, I.M., 2014. Fine-grain modeling of species' response to climate change: holdouts, stepping-stones, and microrefugia. *Trends in Ecology & Evolution* 29, 390–397. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.04.006>
- Hartley, A.E., Neill, C., Melillo, J.M., Crabtree, R., Bowles, F.P., 1999. Plant Performance and Soil Nitrogen Mineralization in Response to Simulated Climate Change in Subarctic Dwarf Shrub Heath. *Oikos* 86, 331–343. <https://doi.org/10.2307/3546450>
- Haughian, S.R., Burton, P.J., 2015. Microhabitat associations of lichens, feathermosses, and vascular plants in a caribou winter range, and their implications for understory development. *Botany* 93, 221–231. <https://doi.org/10.1139/cjb-2014-0238>
- Heinken, T., 1999. DISPERSAL PATTERNS OF TERRICOLOUS LICHENS BY THALLUS FRAGMENTS. *The Lichenologist* 31, 603–612. <https://doi.org/10.1006/lich.1999.0219>



- Herben, T., During, H.J., Krahulec, F., 1995. Spatiotemporal dynamics in mountain grasslands: Species autocorrelations in space and time. *Folia Geobot* 30, 185–196. <https://doi.org/10.1007/BF02812097>
- Herben, T., Hara, T., 2003. Spatial Pattern Formation in Plant Communities, in: Sekimura, T., Noji, S., Ueno, N., Maini, P.K. (Eds.), *Morphogenesis and Pattern Formation in Biological Systems*. Springer Japan, Tokyo, pp. 223–235. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-65958-7\\_19](https://doi.org/10.1007/978-4-431-65958-7_19)
- Herben, T., Krahulec, F., Hadincová, V., Kovářová, M., 1993. Small-scale spatial dynamics of plant species in a grassland community over six years. *Journal of Vegetation Science* 4, 171–178. <https://doi.org/10.2307/3236102>
- Herben, T., Wagnerová, M., 2004. Effects of Bryophyte Removal and Fertilization on Established Plants in a Mountain Grassland: Changes of a Fine-Scale Spatial Pattern. *Lindbergia* 29, 33–39.
- Hoch, G., 2008. The carbon supply of *Picea abies* trees at a Swiss montane permafrost site. *Plant Ecology & Diversity* 1, 13–20. <https://doi.org/10.1080/17550870802230791>
- Hunter, M.L., 2017. Conserving small natural features with large ecological roles: An introduction and definition. *Biological Conservation* 211, 1–2. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.019>
- Huntley, B., Birks, H.J.B., 1983. atlas of past and present pollen maps for Europe, 0-13,000 years ago. Cambridge University Press.
- Ininbergs, K., Bay, G., Rasmussen, U., Wardle, D.A., Nilsson, M.-C., 2011. Composition and diversity of nifH genes of nitrogen-fixing cyanobacteria associated with boreal forest feather mosses. *New Phytologist* 192, 507–517. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03809>
- IPBES, 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. <https://doi.org/10.5281/zenodo.6417333>
- IPCC, 2021. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>
- J, M.A., 1997. Structure and analysis of phenotypic and genetic variation in clonal plants. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants* 185–210.
- Jägerbrand, A.K., Alatalo, J.M., Kudo, G., 2014. Variation in responses to temperature treatments ex situ of the moss *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. originating from eight altitude sites in Hokkaido, Japan. *Journal of Bryology* 36, 209–216. <https://doi.org/10.1179/1743282014Y.0000000095>
- Jasmin, J.-N., Rochefort, L., Gauthier, G., 2008. Goose grazing influences the fine-scale structure of a bryophyte community in arctic wetlands. *Polar Biol* 31, 1043–1049. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0443-y>
- Johnson, S.A., Ober, H.K., Adams, D.C., 2017. Are keystone species effective umbrellas for habitat conservation? A spatially explicit approach. *Journal for Nature Conservation* 37, 47–55. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.03.003>

- Juliussen, H., Humlum, O., 2008. Thermal regime of openwork block fields on the mountains Elgåhogna and Sølén, central-eastern Norway. *Permafrost and Periglacial Processes* 19, 1–18. <https://doi.org/10.1002/ppp.607>
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van BODEGOM, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin Iii, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordoñez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J.G., Peñuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17, 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451>
- Kemppinen, J., Niittynen, P., le Roux, P.C., Momberg, M., Happonen, K., Aalto, J., Rautakoski, H., Enquist, B.J., Vandvik, V., Halbritter, A.H., Maitner, B., Luoto, M., 2021. Consistent trait–environment relationships within and across tundra plant communities. *Nat Ecol Evol* 5, 458–467. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01396-1>
- Kenner, R., Phillips, M., Hauck, C., Hilbich, C., Mulsow, C., Bühler, Y., Stoffel, A., Buchroithner, M., 2017. New insights on permafrost genesis and conservation in talus slopes based on observations at Flüelapass, Eastern Switzerland. *Geomorphology* 290, 101–113. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.04.011>
- Keppel, G., Mokany, K., Wardell-Johnson, G.W., Phillips, B.L., Welbergen, J.A., Reside, A.E., 2015. The capacity of refugia for conservation planning under climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13, 106–112. <https://doi.org/10.1890/140055>
- Keppel, G., Van Niel, K.P., Wardell-Johnson, G.W., Yates, C.J., Byrne, M., Mucina, L., Schut, A.G.T., Hopper, S.D., Franklin, S.E., 2012. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 21, 393–404. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00686>
- Kergunteuil, A., Descombes, P., Glauser, G., Pellissier, L., Rasmann, S., 2018. Plant physical and chemical defence variation along elevation gradients: a functional trait-based approach. *Oecologia* 187, 561–571. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4162>
- Khojasteh, F., Chahouki, M.A.Z., Azarnivand, H., Kikvidze, Z., Khojasteh, F., Chahouki, M.A.Z., Azarnivand, H., Kikvidze, Z., 2013. Life form and preference can drive spatial relationships among plant species in semi-arid rangelands of middle Iran. *Rangel. J.* 35, 63–69. <https://doi.org/10.1071/RJ12052>

- Kikvidze, Z., Brooker, R.W., Butterfield, B.J., Callaway, R.M., Cavieres, L.A., Cook, B.J., Lortie, C.J., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Xiao, S., Anhelme, F., Björk, R.G., Cranston, B.H., Gavilán, R.G., Kanka, R., Lingua, E., Maalouf, J.-P., Noroozi, J., Parajuli, R., Phoenix, G.K., Reid, A., Ridenour, W.M., Rixen, C., Schöb, C., 2015. The effects of foundation species on community assembly: a global study on alpine cushion plant communities. *Ecology* 96, 2064–2069. <https://doi.org/10.1890/14-2443.1>
- Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Brooker, R.W., Choler, P., Lortie, C.J., Michalet, R., Callaway, R.M., 2005. Linking Patterns and Processes in Alpine Plant Communities: A Global Study. *Ecology* 86, 1395–1400. <https://doi.org/10.1890/04-1926>
- Kneisel, C., Emmert, A., Polich, P., Zollinger, B., Egli, M., 2015a. Soil geomorphology and frozen ground conditions at a subalpine talus slope having permafrost in the eastern Swiss Alps. *CATENA* 133, 107–118. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.05.005>
- Kneisel, C., Hauck, C., Mühll, D.V., 2000. Permafrost below the Timberline Confirmed and Characterized by Geoelectrical Resistivity Measurements, Bever Valley, Eastern Swiss Alps. *Permafrost Periglac. Process.* 11, 295–304. [https://doi.org/10.1002/1099-1530\(200012\)](https://doi.org/10.1002/1099-1530(200012))
- Körner, C., Hoch, G., 2006. A Test of Treeline Theory on a Montane Permafrost Island. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38, 113–119. <https://doi.org/10.1657/1523-0430>
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M., 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29, 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Kranner, I., Beckett, R., Hochman, A., Iii, T.H.N., 2008. Desiccation-Tolerance in Lichens: A Review. *bryo* 111, 576–593. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-111.4.576>
- Laiolo, P., Obeso, J.R., 2017. Life-History Responses to the Altitudinal Gradient, in: *High Mountain Conservation in a Changing World, Advances in Global Change Research*. Springer International Publishing, pp. 253–283.
- Lang, S.I., Cornelissen, J.H.C., Klahn, T., van Logtestijn, R.S.P., Broekman, R., Schweikert, W., Aerts, R., 2009. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *Journal of Ecology* 97, 886–900. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01538>
- Lang, S.I., Cornelissen, J.H.C., Shaver, G.R., Ahrens, M., Callaghan, T.V., Molau, U., Ter Braak, C.J.F., Hölzer, A., Aerts, R., 2012. Arctic warming on two continents has consistent negative effects on lichen diversity and mixed effects on bryophyte diversity. *Glob Change Biol* 18, 1096–1107. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02570>
- Lavorel, S., 2013. Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology* 101, 4–8. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12031>
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664>
- le Roux, P.C., Virtanen, R., Luoto, M., 2013. Geomorphological disturbance is necessary for predicting fine-scale species distributions. *Ecography* 36, 800–808. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07922>
- Lecerf, A., 2017. Methods for estimating the effect of litterbag mesh size on decomposition. *Ecological Modelling* 362, 65–68. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.08.011>

- Legendre, P., Fortin, M.J., 1989a. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80, 107–138. <https://doi.org/10.1007/BF00048036>
- Lekberg, Y., Bever, J.D., Bunn, R.A., Callaway, R.M., Hart, M.M., Kivlin, S.N., Klironomos, J., Larkin, B.G., Maron, J.L., Reinhart, K.O., Remke, M., van der Putten, W.H., 2018. Relative importance of competition and plant–soil feedback, their synergy, context dependency and implications for coexistence. *Ecology Letters* 21, 1268–1281. <https://doi.org/10.1111/ele.13093>
- Lendemer, J.C., Edenborn, H.M., Harris, R.C., 2009. Contributions to the lichen flora of Pennsylvania: Notes on the lichens of a remarkable talus slope in Huntingdon County. *Opuscula Philolichenum* 6, 125–136.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., Ruffray, P. de, Brisse, H., 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* 320, 1768–1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- Lenssen, J.P.M., Hershock, C., Speek, T., During, H.J., de Kroon, H., 2005. Experimental Ramet Aggregation in the Clonal Plant *Agrostis Stolonifera* Reduces Its Competitive Ability. *Ecology* 86, 1358–1365. <https://doi.org/10.1890/04-0939>
- Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P., Doležal, J., 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* 34, 856–863. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06904.x>
- Lewis, S.L., Maslin, M.A., 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519, 171–180. <https://doi.org/10.1038/nature14258>
- Lindo, Z., Gonzalez, A., 2010. The Bryosphere: An Integral and Influential Component of the Earth's Biosphere. *Ecosystems* 13, 612–627. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9336-3>
- Lindo, Z., Nilsson, M.-C., Gundale, M.J., 2013. Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change. *Glob Change Biol* 19, 2022–2035. <https://doi.org/10.1111/gcb.12175>
- Luetscher, M., Lismonde, B., Jeannin, P.-Y., 2008. Heat exchanges in the heterothermic zone of a karst system: Monlesi cave, Swiss Jura Mountains. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface* 113. <https://doi.org/10.1029/2007JF000892>
- Maestre, F.T., 2003. Small-scale spatial patterns of two soil lichens in semi-arid Mediterranean steppe. *The Lichenologist* 35, 71–81. <https://doi.org/10.1006/lich.2002.0425>
- Maestre, F.T., Escudero, A., Martinez, I., Guerrero, C., Rubio, A., 2005. Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Funct Ecology* 19, 566–573. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01000>
- Malanson, G.P., Cheney, A.B., Kinney, M., 2015. Climatic and geographic relations of alpine tundra floras in western North America. *Alp Botany* 125, 21–29. <https://doi.org/10.1007/s00035-014-0144-9>
- Malicki, M., Pusz, W., Ronikier, M., Suchan, T., 2019. Population characteristics, habitat, and conservation status of *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae), a glacial relict new to Poland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 88. <https://doi.org/10.5586/asbp.3634>
- Maliniemi, T., Kapfer, J., Saccone, P., Skog, A., Virtanen, R., 2018. Long-term vegetation changes of treeless heath communities in northern Fennoscandia: Links to climate change trends and reindeer grazing. *Journal of Vegetation Science* 29, 469–479. <https://doi.org/10.1111/jvs.12630>

- Manneville, O., Chavoutier, J., 2010. Inventaire des bryophytes et diversité des peuplements bryophytiques de deux sites d'éboulis froids des hêtraies-sapinières montagnardes de l'Isère : RBI de la Combe de l'If (Saint-Pierre-de-Chartreuse) et site des Trois Ruisseaux (La-Combe-de-Lancey) (Rapport pour l'ONF-38 et AVENIR). Conservatoire Botanique National Alpin.
- Márialigeti, S., Németh, B., Tinya, F., Ódor, P., 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodivers Conserv* 18, 2223–2241. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9586-6>
- Maslov, A.A., 1989. Small-scale patterns of forest plants and environmental heterogeneity. *Vegetatio* 84, 1–7. <https://doi.org/10.1007/BF00054661>
- McCune, B., Grace, J., 2002. *Analysis of Ecological Communities*. Mjmm Software Design, Gleneden Beach, Or.
- McGlone, M.S., 1985. Plant biogeography and the late Cenozoic history of New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 23, 723–749. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1985.10434240>
- McIntire, E.J.B., Fajardo, A., 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90, 46–56. <https://doi.org/10.1890/07-2096.1>
- Michel, P., Lee, W.G., During, H.J., Cornelissen, J.H.C., 2012. Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions. *Journal of Ecology* 100, 222–231. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01898>
- Miller, B.P., Perry, G.L.W., Enright, N.J., Lamont, B.B., 2010. Contrasting spatial pattern and pattern-forming processes in natural vs. restored shrublands. *Journal of Applied Ecology* 47, 701–709. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01816>
- Molau, U., 1993. Relationships between Flowering Phenology and Life History Strategies in Tundra Plants. *Arctic and Alpine Research* 25, 391–402. <https://doi.org/10.1080/00040851.1993.12003025>
- Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E., Pitman, A., Hemmings, F.A., Leishman, M.R., 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* 97, 923–932. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01526>
- Montané, F., Guixé, D., Camprodon, J., 2016. Canopy cover and understory composition determine abundance of *Vaccinium myrtillus* L., a key plant for capercaillie (*Tetrao urogallus*), in subalpine forests in the Pyrenees. *Plant Ecology & Diversity* 9, 187–198. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1180562>
- Moor, H., Hylander, K., Norberg, J., 2015. Predicting climate change effects on wetland ecosystem services using species distribution modeling and plant functional traits. *AMBIO* 44, 113–126. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0593-9>
- Morard, S., 2011a. Effets de la circulation d'air par effet de cheminée dans l'évolution du régime thermique des éboulis froids de basse et moyenne altitude (Thèse de docteur). Université de Fribourg.
- Morard, S., Delaloye, R., Dorthe, J., 2008. Seasonal thermal regime of a mid-latitude ventilated debris accumulation, in: *Proceedings of the 9th International Conference on Permafrost*, Fairbanks, Alaska. pp. 1233–1238.
- Morard, S., Delaloye, R., Lambiel, C., 2010. Pluriannual thermal behavior of low elevation cold talus slopes in western Switzerland. *Geographica Helvetica* 65, 124–134. <https://doi.org/10.5194/gh-65-124-2010>

- Morelli, T.L., Daly, C., Dobrowski, S.Z., Dulen, D.M., Ebersole, J.L., Jackson, S.T., Lundquist, J.D., Millar, C.I., Maher, S.P., Monahan, W.B., Nydick, K.R., Redmond, K.T., Sawyer, S.C., Stock, S., Beissinger, S.R., 2016. Managing Climate Change Refugia for Climate Adaptation. *PLOS ONE* 11, e0159909. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159909>
- Murrell, D.J., Purves, D.W., Law, R., 2001. Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 529–530. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02292-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02292-3)
- Myers-Smith, I.H., Forbes, B.C., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., Tape, K.D., Macias-Fauria, M., Sass-Klaassen, U., Levesque, E., Boudreau, S., Ropars, P., Hermanutz, L., Trant, A., Collier, L.S., Weijers, S., Rozema, J., Rayback, S.A., Schmidt, N.M., Schaepman-Strub, G., Wipf, S., Rixen, C., Menard, C.B., Venn, S., Goetz, S., Andreu-Hayles, L., Elmendorf, S., Ravolainen, V., Welker, J., Grogan, P., Epstein, H.E., Hik, D.S., 2011. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environ. Res. Lett.* 6, 045509. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045509>
- Myers-Smith, I.H., Hik, D.S., 2018. Climate warming as a driver of tundra shrubline advance. *Journal of Ecology* 106, 547–560. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12817>
- Myers-Smith, I.H., Kerby, J.T., Phoenix, G.K., Bjerke, J.W., Epstein, H.E., Assmann, J.J., John, C., Andreu-Hayles, L., Angers-Blondin, S., Beck, P.S.A., Berner, L.T., Bhatt, U.S., Bjorkman, A.D., Blok, D., Bryn, A., Christiansen, C.T., Cornelissen, J.H.C., Cunliffe, A.M., Elmendorf, S.C., Forbes, B.C., Goetz, S.J., Hollister, R.D., de Jong, R., Loranty, M.M., Macias-Fauria, M., Maseyk, K., Normand, S., Olofsson, J., Parker, T.C., Parmentier, F.-J.W., Post, E., Schaepman-Strub, G., Stordal, F., Sullivan, P.F., Thomas, H.J.D., Tømmervik, H., Treharne, R., Tweedie, C.E., Walker, D.A., Wilmking, M., Wipf, S., 2020. Complexity revealed in the greening of the Arctic. *Nature Climate Change* 10, 106–117. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0688-1>
- Nekola, J.C., 1999. Paleoreugia and Neoreugia: The Influence of Colonization History on Community Pattern and Process. *Ecology* 80, 2459–2473. <https://doi.org/10.2307/177232>
- Niu, F., Cheng, G., Niu, Y., Zhang, M., Luo, J., Lin, Z., 2016. A naturally-occurring ‘cold earth’ spot in Northern China. *Scientific Reports* 6, 34184. <https://doi.org/10.1038/srep34184>
- Nyholm, E., 1965. Illustrated moss flora of Fennoscandia II T. Lund.
- Odland, A., Sundstøl, S.A., Bjerketvedt, D.K., 2018. Alpine lichen-dominated heaths: ecology, effects of reindeer grazing, and climate change. A review. *Oecologia Montana* 27, 30–50.
- Ódor, P., Szurdoki, E., Botta-Dukát, Z., Papp, B., 2013. Spatial Pattern and Temporal Dynamics of Bryophyte Assemblages in Saline Grassland. *Folia Geobot* 48, 189–207. <https://doi.org/10.1007/s12224-012-9140-2>
- Okland, R.H., 1995. Population Biology of the Clonal Moss *Hylocomium Splendens* in Norwegian Boreal Spruce Forests. I. Demography. *Journal of Ecology* 83, 697–712. <https://doi.org/10.2307/2261637>
- Okland, R.H., 1994. Bryophyte and lichen persistence patterns in a Norwegian boreal coniferous forest. *Lindbergia*.
- Okland, R.H., Bakkestuen, V., 2004. Fine-scale spatial patterns in populations of the clonal moss *Hylocomium splendens* partly reflect structuring processes in the boreal forest floor. *Oikos* 106, 565–575. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12574>

- Okland, R.H., Okland, T., 1996. Population Biology of the Clonal Moss *Hylocomium Splendens* in Norwegian Boreal Spruce Forests. II. Effects of Density. *Journal of Ecology* 84, 63–69. <https://doi.org/10.2307/2261700>
- Pacala, S.W., Levin, S.A., 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species, in: *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press.
- Pastore, M.A., Classen, A.T., D'Amato, A.W., Foster, J.R., Adair, E.C., 2022. Cold-air pools as microrefugia for ecosystem functions in the face of climate change. *Ecology* 103, e3717. <https://doi.org/10.1002/ecy.3717>
- Patiño, J., Vanderpoorten, A., 2018. Bryophyte Biogeography. *Critical Reviews in Plant Sciences* 37, 175–209. <https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1482444>
- Pearson, R.G., Phillips, S.J., Loranty, M.M., Beck, P.S.A., Damoulas, T., Knight, S.J., Goetz, S.J., 2013. Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature Climate Change* 3, 673–677. <https://doi.org/10.1038/nclimate1858>
- Pecl, G.T., Araújo, M.B., Bell, J.D., Blanchard, J., Bonebrake, T.C., Chen, I.-C., Clark, T.D., Colwell, R.K., Danielsen, F., Evengård, B., Falconi, L., Ferrier, S., Frusher, S., Garcia, R.A., Griffis, R.B., Hobday, A.J., Janion-Scheepers, C., Jarzyna, M.A., Jennings, S., Lenoir, J., Linnetved, H.I., Martin, V.Y., McCormack, P.C., McDonald, J., Mitchell, N.J., Mustonen, T., Pandolfi, J.M., Pettorelli, N., Popova, E., Robinson, S.A., Scheffers, B.R., Shaw, J.D., Sorte, C.J.B., Strugnell, J.M., Sunday, J.M., Tuanmu, M.-N., Vergés, A., Villanueva, C., Wernberg, T., Wapstra, E., Williams, S.E., 2017. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355, eaai9214. <https://doi.org/10.1126/science.aai9214>
- Pedersen, B., Hanslin, H.M., Bakken, S., 2001. Testing for Positive Density-Dependent Performance in Four Bryophyte Species. *Ecology* 82, 70–88. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082)
- Pérez-Kónya, E., 2006. Fine-scale spatial and temporal changes in the population structure of terricolous bryophyte species in forest communities. *Acta Botanica Hungarica* 48, 381–397. <https://doi.org/10.1556/abot.48.2006.3-4.12>
- Percival, D., Garbary, D., 2012. Moss Competition Dynamics and Suppression Technologies in Wild Blueberry Production. *International Journal of Fruit Science* 12, 135–145. <https://doi.org/10.1080/15538362.2011.619358>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., Vos, A.C. de, Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Steege, H. ter, Heijden, M.G.A. van der, Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Perry, G.L.W., Enright, N.J., Miller, B.P., Lamont, B.B., 2013. Do plant functional traits determine spatial pattern? A test on species-rich shrublands, Western Australia. *J Veg Sci* 24, 441–452. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01476>
- Plotkin, J.B., Potts, M.D., Leslie, N., Manokaran, N., Lafrankie, J., Ashton, P.S., 2000. Species-area Curves, Spatial Aggregation, and Habitat Specialization in Tropical Forests. *Journal of Theoretical Biology* 207, 81–99. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2000.2158>

- Ponge, J.-F., 2013. Plant–soil feedbacks mediated by humus forms: A review. *Soil Biology and Biochemistry* 57, 1048–1060. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.07.019>
- Ponge, J.-F., 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 935–945. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00149-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00149-4)
- Poorter, H., De Jong, R., 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* 143, 163–176. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00428>
- Poorter, H., Garnier, E., 2007. Ecological Significance of Inherent Variation in Relative Growth Rate and Its Components, in: *Functional Plant Ecology*. CRC Press.
- Popescu, R., Vespremeanu-Stroe, A., Onaca, A., Vasile, M., Cruceru, N., Pop, O., 2017. Low-altitude permafrost research in an overcooled talus slope–rock glacier system in the Romanian Carpathians (Detunata Goală, Apuseni Mountains). *Geomorphology* 295, 840–854. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.07.029>
- Pornon, A., Escaravage, N., 1999. Genotypic structure in clonal *Rhododendron ferrugineum* L. (*Ericaceae*) populations: Origin and maintenance. *Plant Ecology* 141, 145–150. <https://doi.org/10.1023/A:1009836830616>
- Proctor, M., Oliver, M., Wood, A., Alpert, P., Stark, L., Cleavitt, N., Mishler, B., 2009. Desiccation-tolerance in bryophytes: A review. *The Bryologist* 110, 595–621. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2007\)](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007))
- Purves, D.W., Law, R., 2002. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant’s-eye view. *Journal of Ecology* 90, 121–129. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00652>
- R core team, 2019. R: A language and environment for statistical computing.
- Rajala, T., Olhede, S.C., Murrell, D.J., 2019. When do we have the power to detect biological interactions in spatial point patterns? *Journal of Ecology* 107, 711–721. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13080>
- Read, Q.D., Moorhead, L.C., Swenson, N.G., Bailey, J.K., Sanders, N.J., 2014. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology* 28, 37–45. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12162>
- Reich, P.B., Oleksyn, J., 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *PNAS* 101, 11001–11006. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403588101>
- Roe, C.M., Parker, G.C., Korsten, A.C., Lister, C.J., Weatherall, S.B., Lawrence Lodge, R.H.E., Bastow Wilson, J., 2012. Small-scale spatial autocorrelation in plant communities: the effects of spatial grain and measure of abundance, with an improved sampling scheme. *J Veg Sci* 23, 471–482. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01375>
- Roos, R.E., van Zuijlen, K., Birkemoe, T., Klanderud, K., Lang, S.I., Bokhorst, S., Wardle, D.A., Asplund, J., 2019. Contrasting drivers of community-level trait variation for vascular plants, lichens and bryophytes across an elevational gradient. *Functional Ecology* 33, 2430–2446. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13454>
- Rosenberg, M.S., Anderson, C.D., 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 229–232. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00081>



- Ross-Davis, A.L., Frego, K.A., 2004. Propagule Sources of Forest Floor Bryophytes: Spatiotemporal Compositional Patterns. *bryo* 107, 88–97. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2004\)107](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2004)107)
- Rull, V., 2009. Microrefugia. *Journal of Biogeography* 36, 481–484. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02023>
- Ruzicka, V., 1999. The freezing scree slopes and their arachnofauna. *Lebensraum Blockhlade. Decheniana-Beihefte* 37, 141–147.
- Růžička, V., Zacharda, M., 1994. Arthropods of Stony Debris in the Krkonoše Mountains, Czech Republic. *Arctic and Alpine Research* 26, 332–338. <https://doi.org/10.1080/00040851.1994.12003077>
- Růžička, V., Zacharda, M., Němcová, L., Šmilauer, P., Nekola, J.C., 2012. Periglacial microclimate in low-altitude scree slopes supports relict biodiversity. *Journal of Natural History* 46, 2145–2157. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.707248>
- Růžička, V., Zacharda, M., Šmilauer, P., Kučera, T., 2015. Can paleorefugia of cold-adapted species in talus slopes resist global warming? *Boreal Env. Res.* 20, 403–412.
- Rydin, H., Barber, K.E., 2001. Long-term and fine-scale coexistence of closely related species. *Folia Geobot* 36, 53–61. <https://doi.org/10.1007/BF02803138>
- Saint-Pierre, A., 2016. Caractérisation de la dynamique de ventilation interne d'un talus d'éboulis : Mont Hog's Back, Gaspésie, Québec. <https://archipel.uqam.ca/9383/>
- Salemaa, M., Lindroos, A.-J., Merilä, P., Mäkipää, R., Smolander, A., 2019. N2 fixation associated with the bryophyte layer is suppressed by low levels of nitrogen deposition in boreal forests. *Science of The Total Environment* 653, 995–1004. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.364>
- Sasaki, T., Katabuchi, M., Kamiyama, C., Shimazaki, M., Nakashizuka, T., Hikosaka, K., 2012. Nestedness and niche-based species loss in moorland plant communities. *Oikos* 121, 1783–1790. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20152>
- Sawada, Y., Ishikawa, M., Ono, Y., 2003. Thermal regime of sporadic permafrost in a block slope on Mt. Nishi-Nupukaushinupuri, Hokkaido Island, Northern Japan. *Geomorphology* 52, 121–130. [https://doi.org/10.1016/S0169-555X\(02\)00252-0](https://doi.org/10.1016/S0169-555X(02)00252-0)
- Schöb, C., Butterfield, B.J., Pugnaire, F.I., 2012. Foundation species influence trait-based community assembly. *New Phytologist* 196, 824–834. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04306>
- Schoeneich, P., Huc, S., Brun, J.J., Meynier, S., Desplanque, C., 2017. Ecosystèmes forestiers abyssaux: une opportunité pour la gestion durable des forêts de montagne en Isère. *Institut de géographie alpine, Grenoble.*
- Schwindt, D., 2013. Permafrost in ventilated talus slopes below the timberline. A multi-methodological study on the ground thermal regime and its impact on the temporal variability and spatial heterogeneity of permafrost at three sites in the Swiss Alps. (Dissertation zur Erlangung des naturwissenschaftlichen Doktorgrades). Bayerischen Julius -Maximilians -Universität Würzburg, Würzburg.
- Semchenko, M., Abakumova, M., Lepik, A., Zobel, K., 2013. Plants are least suppressed by their frequent neighbours: the relationship between competitive ability and spatial aggregation patterns. *J Ecol* 101, 1313–1321. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12127>

- Shimokawabe, A., Yamaura, Y., Akasaka, T., Sato, T., Shida, Y., Yamanaka, S., Nakamura, F., 2015. The Distribution of Cool Spots as Microrefugia in a Mountainous Area. *PLOS ONE* 10, e0135732. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135732>
- Shimokawabe, A., Yamaura, Y., Sueyoshi, M., Kudo, G., Nakamura, F., 2016. Genetic structure of *Vaccinium vitis-idaea* in lowland cool spot and alpine populations: microrefugia of alpine plants in the midlatitudes. *Alpine Botany* 126, 143–151. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0169-3>
- Shipley, B., Vu, T.-T., 2002. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist* 153, 359–364. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00320>
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M.V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L.D.S., Fonseca, C.R., Freschet, G.T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S.W., Kichenin, E., Kraft, N.J.B., Lagerström, A., Bagousse-Pinguet, Y.L., Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J.McC., Peltzer, D.A., Pérez-Ramos, I.M., Pillar, V.D., Prentice, H.C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B.S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M.T., Vandewalle, M., Wardle, D.A., 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18, 1406–1419. <https://doi.org/10.1111/ele.12508>
- Slack, N., 1990. Bryophytes and ecological niche theory. *Botanical Journal of the Linnean Society* 104, 187–213. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02218>
- Soudzilovskaia, N.A., Elumeeva, T.G., Onipchenko, V.G., Shidakov, I.I., Salpagarova, F.S., Khubiev, A.B., Tekeev, D.K., Cornelissen, J.H.C., 2013. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 18180–18184. <https://doi.org/10.1073/pnas.1310700110>
- St. Martin, P., Mallik, A.U., 2017. The status of non-vascular plants in trait-based ecosystem function studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 27, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.04.002>
- Stanton, D.E., Coe, K.K., 2021. < 500 million years of charted territory: functional ecological traits in bryophytes. *Bryophyte Diversity and Evolution* 43, 234–252. <https://doi.org/10.11646/bde.43.1.17>
- Steel, J.B., Wilson, J.B., Anderson, B.J., Lodge, R.H.E., Tangney, R.S., 2004. Are bryophyte communities different from higher-plant communities? Abundance relations. *Oikos* 104, 479–486. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12840>
- Stewart, J.R., Lister, A.M., Barnes, I., Dalén, L., 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277, 661–671. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1272>
- Stewart, K.J., Mallik, A.U., 2006. Bryophyte Responses to Microclimatic Edge Effects Across Riparian Buffers. *Ecological Applications* 16, 1474–1486. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016)
- Stiegler, C., Rode, M., Sass, O., Otto, J.-C., 2014. An Undercooled Scree Slope Detected by Geophysical Investigations in Sporadic Permafrost below 1000 M ASL, Central Austria: Evidence of Sporadic Permafrost Below 1000 M ASL in Central Austria. *Permafrost and Periglacial Processes* 25, 194–207. <https://doi.org/10.1002/ppp.1813>
- Stoll, P., Prati, D., 2001. Intraspecific Aggregation Alters Competitive Interactions in Experimental Plant Communities. *Ecology* 82, 319–327. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082)

- Suggitt, A.J., Wilson, R.J., Isaac, N.J.B., Beale, C.M., Auffret, A.G., August, T., Bennie, J.J., Crick, H.Q.P., Duffield, S., Fox, R., Hopkins, J.J., Macgregor, N.A., Morecroft, M.D., Walker, K.J., Maclean, I.M.D., 2018. Extinction risk from climate change is reduced by microclimatic buffering. *Nature Clim Change* 8, 713–717. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0231-9>
- Sundqvist, M.K., Sanders, N.J., Wardle, D.A., 2013. Community and Ecosystem Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global Change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 44, 261–280. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750>
- Tanaka, H.L., Nohara, D., Byun, H.-R., 2006. Numerical Simulation of Wind Hole Circulation at Ice Valley in Korea Using a Simple 2D Model. *Journal of the Meteorological Society of Japan. Ser. II* 84, 1073–1084. <https://doi.org/10.2151/jmsj.84.1073>
- Tanaka, H.L., Nohara, D., Yokoi, M., 2000. Numerical Simulation of Wind Hole Circulation and Summertime Ice Formation at Ice Valley in Korea and Nakayama in Fukushima, Japan. *Journal of the Meteorological Society of Japan. Ser. II* 78, 611–630. [https://doi.org/10.2151/jmsj1965.78.5\\_611](https://doi.org/10.2151/jmsj1965.78.5_611)
- Tang, C.Q., Matsui, T., Ohashi, H., Dong, Y.-F., Momohara, A., Herrando-Moraira, S., Qian, S., Yang, Y., Ohsawa, M., Luu, H.T., Grote, P.J., Krestov, P.V., Ben LePage, Werger, M., Robertson, K., Hobohm, C., Wang, C.-Y., Peng, M.-C., Chen, X., Wang, H.-C., Su, W.-H., Zhou, R., Li, S., He, L.-Y., Yan, K., Zhu, M.-Y., Hu, J., Yang, R.-H., Li, W.-J., Tomita, M., Wu, Z.-L., Yan, H.-Z., Zhang, G.-F., He, H., Yi, S.-R., Gong, H., Song, K., Song, D., Li, X.-S., Zhang, Z.-Y., Han, P.-B., Shen, L.-Q., Huang, D.-S., Luo, K., López-Pujol, J., 2018. Identifying long-term stable refugia for relict plant species in East Asia. *Nat Commun* 9, 4488. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06837-3>
- Thomas, H.J.D., Bjorkman, A.D., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Kattge, J., Diaz, S., Vellend, M., Blok, D., Cornelissen, J.H.C., Forbes, B.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Normand, S., Prevéy, J.S., Rixen, C., Schaepman-Strub, G., Wilmking, M., Wipf, S., Cornwell, W.K., Beck, P.S.A., Georges, D., Goetz, S.J., Guay, K.C., Rüger, N., Soudzilovskaia, N.A., Spasojevic, M.J., Alatalo, J.M., Alexander, H.D., Anadon-Rosell, A., Angers-Blondin, S., te Beest, M., Berner, L.T., Björk, R.G., Buchwal, A., Buras, A., Carbognani, M., Christie, K.S., Collier, L.S., Cooper, E.J., Elberling, B., Eskelinen, A., Frei, E.R., Grau, O., Grogan, P., Hallinger, M., Heijmans, M.M.P.D., Hermanutz, L., Hudson, J.M.G., Johnstone, J.F., Hülber, K., Iturrate-Garcia, M., Iversen, C.M., Jaroszynska, F., Kaarlejarvi, E., Kulonen, A., Lamarque, L.J., Lantz, T.C., Lévesque, E., Little, C.J., Michelsen, A., Milbau, A., Nabe-Nielsen, J., Nielsen, S.S., Ninot, J.M., Oberbauer, S.F., Olofsson, J., Onipchenko, V.G., Petraglia, A., Rumpf, S.B., Shetti, R., Speed, J.D.M., Suding, K.N., Tape, K.D., Tomaselli, M., Trant, A.J., Treier, U.A., Tremblay, M., Venn, S.E., Vowles, T., Weijers, S., Wookey, P.A., Zamin, T.J., Bahn, M., Blonder, B., van Bodegom, P.M., Bond-Lamberty, B., Campetella, G., Cerabolini, B.E.L., Chapin, F.S., Craine, J.M., Dainese, M., Green, W.A., Jansen, S., Kleyer, M., Manning, P., Niinemets, Ü., Onoda, Y., Ozinga, W.A., Peñuelas, J., Poschlod, P., Reich, P.B., Sandel, B., Schamp, B.S., Sheremetiev, S.N., de Vries, F.T., 2020a. Global plant trait relationships extend to the climatic extremes of the tundra biome. *Nat Commun* 11, 1351. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15014-4>
- Thomas, H.J.D., Myers-Smith, I.H., Bjorkman, A.D., Elmendorf, S.C., Blok, D., Cornelissen, J.H.C., Forbes, B.C., Hollister, R.D., Normand, S., Prevéy, J.S., Rixen, C., Schaepman-Strub, G., Wilmking, M., Wipf, S., Cornwell, W.K., Kattge, J., Goetz, S.J., Guay, K.C., Alatalo, J.M., Anadon-Rosell, A., Angers-Blondin, S., Berner, L.T., Björk, R.G., Buchwal, A., Buras, A., Carbognani, M., Christie, K., Siegwart Collier, L., Cooper, E.J., Eskelinen, A., Frei, E.R., Grau, O., Grogan, P., Hallinger, M., Heijmans, M.M.P.D., Hermanutz, L., Hudson, J.M.G., Hülber, K., Iturrate-Garcia, M., Iversen, C.M., Jaroszynska, F., Johnstone, J.F., Kaarlejärvi, E., Kulonen, A., Lamarque, L.J., Lévesque, E., Little, C.J., Michelsen, A., Milbau, A., Nabe-Nielsen, J., Nielsen, S.S., Ninot, J.M., Oberbauer,

- S.F., Olofsson, J., Onipchenko, V.G., Petraglia, A., Rumpf, S.B., Semenchuk, P.R., Soudzilovskaia, N.A., Spasojevic, M.J., Speed, J.D.M., Tape, K.D., te Beest, M., Tomaselli, M., Trant, A., Treier, U.A., Venn, S., Vowles, T., Weijers, S., Zamin, T., Atkin, O.K., Bahn, M., Blonder, B., Campetella, G., Cerabolini, B.E.L., Chapin III, F.S., Dainese, M., de Vries, F.T., Díaz, S., Green, W., Jackson, R.B., Manning, P., Niinemets, Ü., Ozinga, W.A., Peñuelas, J., Reich, P.B., Schamp, B., Sheremetev, S., van Bodegom, P.M., 2019. Traditional plant functional groups explain variation in economic but not size-related traits across the tundra biome. *Global Ecology and Biogeography* 28, 78–95. <https://doi.org/10.1111/geb.12783>
- Tierney, J.E., Zhu, J., King, J., Malevich, S.B., Hakim, G.J., Poulsen, C.J., 2020. Glacial cooling and climate sensitivity revisited. *Nature* 584, 569–573. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2617>
- Tilk, M., Ots, K., Tullus, T., 2018. Effect of environmental factors on the composition of terrestrial bryophyte and lichen species in Scots pine forests on fixed sand dunes. *Forest systems* 27, 1.
- Tilman, D., Kareiva, P.M., 1997. *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press.
- Tirado, R., Pugnaire, F.I., 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia* 136, 296–301. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1264>
- Tobias, M., Niinemets, Ü., 2010. Acclimation of photosynthetic characteristics of the moss *Pleurozium schreberi* to among-habitat and within-canopy light gradients. *Plant Biology* 12, 743–754. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00285>
- Turetsky, M.R., Bond-Lamberty, B., Euskirchen, E., Talbot, J., Frohking, S., McGuire, A.D., Tuittila, E.-S., 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems: Tansley review. *New Phytologist* 196, 49–67. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254>
- Turnbull, L.A., Coomes, D.A., Purves, D.W., Rees, M., 2007a. How spatial structure alters population and community dynamics in a natural plant community. *Journal of Ecology* 95, 79–89. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01184>
- Uxa, T., Křížek, M., Krause, D., Hartvich, F., Tábořík, P., Kasprzak, M., 2019. Comment on ‘Geophysical approach to the study of a periglacial blockfield in a mountain area (Ztracené kameny, Eastern Sudetes, Czech Republic)’ by Stan et al. (2017). *Geomorphology* 328, 231–237. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2018.10.010>
- van Zuijlen, K., Klanderud, K., Dahle, O.S., Hasvik, Å., Knutsen, M.S., Olsen, S.L., Sundsbø, S., Asplund, J., 2022. Community-level functional traits of alpine vascular plants, bryophytes, and lichens after long-term experimental warming. *Arctic Science* 8, 843–857. <https://doi.org/10.1139/as-2020-0007>
- Vellak, K., Paal, J., Liira, J., 2003. Diversity and distribution pattern of bryophytes and vascular plants in a boreal spruce forest. *Silva Fenn.* 37. <https://doi.org/10.14214/sf.508>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559>
- Wakui, A., Sueyoshi, M., Shimokawabe, A., Kudo, G., Morimoto, J., Nakamura, F., 2017. Environmental factors determining the distribution of highland plants at low-altitude algal talus sites. *Ecol Res* 32, 183–191. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1429-9>
- Walker, D.A., Daniëls, F.J.A., Alsos, I., Bhatt, U.S., Breen, A.L., Buchhorn, M., Bültmann, H., Druckenmiller, L.A., Edwards, M.E., Ehrich, D., Epstein, H.E., Gould, W.A., Ims, R.A., Meltofte, H., Reynolds, M.K., Sibik, J., Talbot, S.S., Webber, P.J., 2016. Circumpolar Arctic vegetation: a

- hierarchical review and roadmap toward an internationally consistent approach to survey, archive and classify tundra plot data. *Environ. Res. Lett.* 11, 055005. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/5/055005>
- Walther, G.-R., 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 2019–2024. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0021>
- Wang, J., Wang, Y., Li, M., He, N., Li, J., 2021. Divergent roles of environmental and spatial factors in shaping plant  $\beta$ -diversity of different growth forms in drylands. *Global Ecology and Conservation* 26, e01487. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01487>
- Warshan, D., Bay, G., Nahar, N., Wardle, D.A., Nilsson, M.-C., Rasmussen, U., 2016. Seasonal variation in nifH abundance and expression of cyanobacterial communities associated with boreal feather mosses. *ISME J* 10, 2198–2208. <https://doi.org/10.1038/ismej.2016.17>
- Wassmuth, B.E., Stoll, P., Tschardtke, T., Thies, C., 2009. Spatial aggregation facilitates coexistence and diversity of wild plant species in field margins. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11, 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.02.001>
- Watt, A.S., 1947. Pattern and Process in the Plant Community. *Journal of Ecology* 35, 1–22. <https://doi.org/10.2307/2256497>
- Welker, J.M., Fahnestock, J.T., Sullivan, P.F., Chimner, R.A., 2005. Leaf mineral nutrition of Arctic plants in response to warming and deeper snow in northern Alaska. *Oikos* 109, 167–177. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13264>
- Wijesinghe, D.K., John, E.A., Beurskens, S., Hutchings, M.J., 2001. Root system size and precision in nutrient foraging: responses to spatial pattern of nutrient supply in six herbaceous species. *Journal of Ecology* 89, 972–983. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2001.00618>
- Wipf, S., Rixen, C., Mulder, C.P.H., 2006. Advanced snowmelt causes shift towards positive neighbour interactions in a subarctic tundra community. *Global Change Biology* 12, 1496–1506. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01185>
- Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Groom, P.K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C.H., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Warton, D.I., Westoby, M., 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography* 14, 411–421. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2005.00172>
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Zacharda, M., Gude, M., Kraus, S., Hauck, C., Molenda, R., Růžička, V., 2005. The Relict Mite *Rhagidia gelida* (Acari, Rhagidiidae) as a Biological Cryoindicator of Periglacial Microclimate in European Highland Screens. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37, 402–408. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2005\)037](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2005)037)
- Zacharda, M., Gude, M., Růžička, V., 2007. Thermal regime of three low elevation scree slopes in central Europe. *Permafrost Periglac. Process.* 18, 301–308. <https://doi.org/10.1002/ppp.598>

- Zanella, A., Jabiol, B., Ponge, J.F., Sartori, G., De Waal, R., Van Delft, B., Graefe, U., Cools, N., Katzensteiner, K., Hager, H., Englisch, M., 2011. A European morpho-functional classification of humus forms. *Geoderma* 164, 138–145. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.05.016>
- Zanella, A., Jabiol, B., Ponge, J.-F., Sartori, G., Waal, R.D., Delft, B.V., Graefe, U., Cools, N., Katzensteiner, K., Hager, H., Englisch, M., Brêthes, A., 2009. Toward a European humus forms reference base. *Studi Trentini di Scienze Naturali* 85, 145–151.